ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ





ИЗДАТЕЛЬСТВО
МГУ

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М. В. ЛОМОНОСОВА

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

В ДВЕНАДЦАТИ ТОМАХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1968

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М. В. ЛОМОНОСОВА

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Том VII

ФИЗИОЛОГИЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Ответственный редактор тома
Б. А. РУБИН



ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1968

УДК 633.63

Монография «Физиология сахарной свеклы» является коллективным трудом, в написании которого участвовали ведущие специалисты в этой области. Составление общего плана монографии, организация авторского коллектива и предварительная апробация материалов осуществлены профессором Аркадием Семеновичем Оканенко.

Главная редакция издания «Физиология сельскохозяйственных растений» выражает профессору А. С. Оканенко глубокую благодарность за проведенную им большую и ценную работу.

ВВЕДЕНИЕ

Сахарная свекла по сравнению со многими другими сельскохозяйственными растениями введена в культуру относительно недавно. Тем не менее за полтора столетия она широко распространилась. В настоящее время площадь, занятая под сахарной свеклой на земном шаре, составляет около 10 млн. *га*, в то время как в начале XX в. она занимала всего 1,5 млн. *га*. Во всех странах, где высевают сахарную свеклу, ее ценят прежде всего как сырье для производства сахара. В последние годы в СССР ее стали использовать как корм для сельскохозяйственных животных.

Введение сахарной свеклы способствует поднятию общей культуры земледелия. При включении ее в севооборот неизбежно увеличивается глубина вспашки, что, в свою очередь, способствует значительному повышению урожайности всех культур севооборота и устойчивости урожаев по годам, улучшению системы удобрения культур в севообороте, а также очищению полей от сорняков. Возделывание сахарной свеклы требует повышения механизации сельскохозяйственного производства. Этому в большой степени способствует внедрение в производство односемянной сахарной свеклы, характеризующейся раздельноплодностью, в противоположность обычной, многосемянной свекле, у которой плоды срастаются в клубочек, а всходы в связи с этим требуют большой затраты ручного труда на прореживание. Посев свеклы односемянными плодами, при рассредоточенном их расположении в рядке, которое обеспечивают сеялки точного высева, позволяет полностью механизировать все процессы ухода за свеклой.

Односемянная свекла создана и внедряется в производство только с 1957 г. Физиологические свойства односемянной и многосемянной свеклы весьма близки. Однако эта молодая культура имеет еще некоторые недостатки, над устранением которых работают селекционеры и физиологи. Необходимо повысить всхожесть ее семян, темпы роста во вторую половину вегетации и понизить степень цветушности. Будущее, бесспорно, за односемянной свеклой. Уже в 1963 г. из общей площади 5,7 млн. *га*, занятой в СССР

под сахарной свеклой, свыше 2,0 млн. *га* приходилось на односемянную свеклу. Односемянная сахарная свекла, как и многосемянная, в равной степени может использоваться для сахарной промышленности и на корм животным.

До недавнего времени на корм животным использовались только отходы от свеклы после получения сахара. Даже в этом случае при урожае сахарной свеклы 250 *ц* с 1 *га* в качестве отходов можно получить не менее 100 *ц* ботвы, ценность которой составляет свыше 1500 кормовых единиц, и около 125 *ц* жома (в пересчете на свежий вес), т. е. еще около 1000 единиц, а всего свыше 2500 кормовых единиц (не считая мелясcы), что равноценно 25 *ц* овса. В последние годы большие площади свеклы засевают специально на корм крупному рогатому скоту, свиньям, лошадям, овцам и птице. Корнеплоды сахарной свеклы — ценный сочный корм. По урожаю корней сахарная свекла уступает кормовой, но сухих веществ с 1 *га* она дает значительно больше. По содержанию питательных веществ сахарная свекла богаче кормовой более чем в два раза.

По шестилетним данным Верхнячской селекционной станции, при среднем урожае корней сахарной свеклы 380 *ц* и кормовой — 527 *ц,* сбор кормовых единиц с 1 *га* (корней и ботвы) составил у сахарной свеклы 133,8 *ц,* а у кормовой — 82,9 *ц*. При этом следует упомянуть, что листья сахарной свеклы содержат значительное количество сахара, белка и витаминов С и А (каротина).

Специфической особенностью сахарной свеклы является лабильность, широкая приспособляемость к почвенно-климатическим факторам, обусловленная ее гибридной природой. Благодаря такой лабильности сахарную свеклу оказалось возможным высевать от западных до восточных границ СССР и почти от полярного круга до крайнего юга (т. е. от 59° до 41° северной широты). Даже при весьма коротком периоде благоприятных условий и недостатке влаги, как, например, в Сибири в Кулундинской степи, сахарная свекла благодаря весьма интенсивной фотосинтетической деятельности (особенно в августе) может давать большие урожаи и достигать высокой сахаристости.

Широкое изучение физиологии сахарной свеклы в разных климатических зонах позволит освоить новые районы свеклосеяния и повысить урожаи свеклы и ее сахаристость как в старых, так и в новых зонах распространения. Дальнейшее расширение посевов сахарной свеклы будет содействовать неуклонному росту благосостояния нашей страны, резкому возрастанию потребления сахара на душу населения и лучшему обеспечению животноводства кормовыми ресурсами.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ СВЕКЛЫ

ЭЛЕМЕНТЫ ЭВОЛЮЦИИ ДИКОЙ СВЕКЛЫ (*Beta* L.)

Свекла относится к семейству маревых (Chenopodiaceae), входящему в крупный порядок центросемянных (Centrospermae). Род свекла (*Beta* L.) принадлежит к древнему подсемейству Cyclolobeae, у видов которого зародыш семени окружает питательные ткани перисперма. Семейство маревых включает около 1400 видов и 102 рода (Ulbrich, 1934). Представители этого семейства широко распространены в пустынях, полупустынях и на засоленных почвах. В СССР известно 350 видов маревых, принадлежащих к 51 роду (Ильин, 1936, 1937).

Родина маревых — континенты и острова южного полушария, где произрастают виды с самыми древними признаками. Исходные формы дикой свеклы выделились из рода мари (*Chenopodium* L.) в южном полушарии, по-видимому, в меловом периоде. Однако процесс видообразования в роде *Beta* L. происходил наиболее интенсивно в конце третичного и в четвертичном периоде, уже после регрессии древнего Средиземного моря (Тетиса) и образования альпийской складчатости в зоне Средиземноморской геосинклинали (Зосимович, 1957, 1959).

Дикая свекла характеризуется изменчивостью жизненных форм от полукустарников до однолетних эфемеров у наиболее филогенетически молодых видов. Все виды свеклы имеют простой околоцветник с пятью дольками. У многих видов корни крупные утолщенные. В листьях и корнях свеклы в значительном количестве накапливаются углеводы. Это свойство имело прогрессивное эволюционное значение и послужило поводом для введения в культуру некоторых представителей из рода свеклы. У пяти видов дикой свеклы наблюдаются раздельноплодность и односемянные плоды. Остальные виды имеют многоплодные соплодия — клубочки. Виды с односемянными плодами послужили материалом для выведения в СССР сортов односемянной сахарной свеклы.

Как видно из табл. 1, род *Beta* L. в процессе эволюции дал три группы, или секции, видов: Patellares, Vulgares и Corollinae (Траншель, 1927).

Таблица 1

Виды дикой свеклы

Секции и виды	Год открытия вида	Число хромосом	Жизненные формы и эколого-географические ареалы
Секция Patellares Transch. . .	1927	2n=18, 36	Полукустарниковые, многолетние и однолетние травянистые виды предгорной и прибрежной флоры
Beta webbiana Moq.	1840	2n=18	Канарские острова; полукустарники многолетние и однолетние
Beta procumbens Chr. Sm. .	1815	2n=18	Острова Зеленого Мыса, Канарские острова; травянистые многолетние и однолетние
Beta patellaris Moq.	1849	2n=18, 36	Канарские острова, северо-западная Африка и южная Испания; травянистые многолетние и однолетние
Секция Vulgares Transch. . . .	1921		Многолетние и однолетние травянистые виды предгорной и прибрежной флоры
Beta atriplicifolia Roy. . . .	1863	2n=18	Южная Испания; травянистые многолетние
Beta patula Ait.	1789	2n=18	Остров Мадейра; травянистые многолетние и однолетние
Beta macrocarpa Guss. (рис. 2)	1827	2n=18	Северная Африка, острова Средиземного моря; однолетние эфемеры
Beta maritima L.	1762	2n=18	Северная Адриатика, северо-западная Европа; травянистые многолетние и однолетние
Beta vulgaris L. (incl. *B. foliosa*, *B. crassa*)	1753	2n=18 (exp 36)	Культурная свекла, двулетние и однолетние
Beta perennis Hal.	1904	2n=18	От Индокитая до Калифорнии; травянистые многолетние и однолетние
Секция Corollinae Transch. . .	1927		Многолетние травянистые виды горной и высокогорной флоры
Beta macrorrhiza Stev. . . .	1802	2n=18	Закавказье, Кавказ СССР, северо-восточная Турция
Beta lomatogona F. et M. .	1838	2n=18, 36	Передняя Азия
Beta corolliflora Zoss. . . .	1937	2n=36	Северная Турция, Закавказье СССР
Beta trigyna W. et K. . . .	1802	2n=54	Западная Турция, Балканский полуостров, Крым
Beta intermedia B-ge. . . .	1879	2n=36	Западная Турция
Beta nana Boiss. et Heldr. .	1846	2n=18	Греция

Для всех видов секции Patellares характерны цветки с более древней верхней завязью, губовидным двухлопастным рыльцем и односемянными плодами. Листья у *B. webbiana* пильчато-надрезанные и стреловидные, у *B. procumbens* — стреловидные, а у *B. patellaris* — сердцевидные (рис. 1). Сахаристость у всех видов низкая, около 1,4%.

Виды секции Vulgares представлены многолетними и однолетними травянистыми видами. В ряде мест однолетние формы целиком вытеснили многолетние. Завязь у цветков менее древняя полунижняя. Рыльце образует почти полый пыльцевход, что является редким и древним признаком.

Состав корней однолетних форм вида *B. perennis* Сицилии, а также однолетних и двулетних растений вида *B. maritima* Северо-Западной Европы характеризуют данные, приведенные в табл. 2 (Decoux, Roland, 1935).



Рис. 1. Разнообразие форм листа дикой свеклы секции Patellares:
А — *Beta procumbens* Chr. Sm.; *Б* — *Beta webbiana* Moq.; *В* — *Beta patellaris* Moq. (фото Н. А. Соколова)

Однолетние формы *B. maritima* Бельгии, в отличие от *B. perennis* Сицилии, характеризуются увеличенным весом корней, содержанием сухого вещества, сахарозы, редуцирующих сахаров и уменьшением содержания золы как в сыром, так и в сухом веществе. У однолетней свеклы Бельгии очень резко возрастает количество сахарозы в сухом веществе по сравнению с южной средиземноморской свеклой. У двулетних форм *B. maritima* (рис. 3) из Дании резко увеличены вес корней и содержание сахарозы, а также сухого вещества и редуцирующих сахаров и сильно уменьшена зольность. В сухом веществе у северных датских форм *B. maritima* количество сахарозы увеличено почти в шесть раз, а редуцирующих сахаров — в два раза по сравнению со средиземноморским видом *B. perennis*. Зольность у датского вида снижается почти в два раза сравнительно с южными формами.

Таким образом, видообразование в секции Vulgares в новых экологических условиях Северо-Западной Европы сопровождалось

Таблица 2

Состав корней однолетних форм B. perennis и двулетних форм B. maritima

Показатели состава сырого и сухого вещества	Монделло (Сицилия), однолетние растения			Ньюпор (Бельгия), однолетние растения			О-в Сайеланд (Дания) двулетние растения		
	максимальный	минимальный	средний	максимальный	минимальный	средний	максимальный	минимальный	средний
Вес корня, *г* . . .	126	30	74	415	40	230	2712	215	1463
В сыром веществе, %									
Сахароза . . .	6,0	0,3	1,5	6,9	4,1	5,4	13,8	13,8	13,8
Сухое вещество	20,0	14,1	16,9	22,3	14,2	17,1	27,5	23,7	25,6
Редуцирующие сахара	0,1	0,05	0,07	0,2	0,15	0,17	0,3	0,2	0,25
Зола	2,4	1,9	2,13	1,9	1,41	1,67	1,5	1,28	1,39
В сухом веществе, %									
Сахароза . . .	17,5	2,1	8,7	48,7	18,4	31,6	58,2	50,1	53,8
Редуцирующие сахара	0,49	0,3	0,4	1,41	0,71	0,99	1,26	0,72	0,98
Зола	16,8	10,4	12,6	11,2	8,7	9,7	5,46	5,41	5,44

резким изменением химического состава однолетних и двулетних форм по сравнению с исходными формами из Средиземноморья.

Приводим данные Просковца (Proskowetz, 1896) по химическому составу дикой свеклы *B. maritima* северной Италии и окультуренных ее форм после акклиматизации и отбора в Чехословакии (табл. 3).

Таблица 3

Химический состав свеклы Beta maritima дикой и окультуренной

Вещества	Содержание веществ, %			
	дикая		окультуренная	
	№ 1	№ 2	однолетняя	двулетняя
Вода	81,65	81,41	79,41	75,16
Сахароза	3,40	5,50	10,50	13,00
Белок (N × 6,25)	1,16	1,15	0,54	1,13
Небелковый азот	2,79	1,30	0,83	1,65
Сырой жир	0,07	1,13	0,07	0,18
Безазотистые экстрактивные вещества	7,15	10,07	15,84	18,02
Сырая клетчатка	3,93	4,01	2,00	2,48
Чистая зола	2,70	1,52	0,05	0,67
Песок	0,55	0,41	1,26	0,71
На 100 частей золы: K_2O . .	24,51	39,50	—	—
P_2O_5 . .	3,18	2,93	—	—

У окультуренных форм увеличивается количество сахарозы и безазотистых экстрактивных веществ и одновременно уменьшается содержание в тканях воды, белка, сырой клетчатки и золы. У диких форм в составе золы содержится много калия.



Рис. 2. Карликовое растение *Beta macrocarpa* Guss. из Алжира (фото В. П. Зосимовича)

Рис. 3. Растения многолетнего вида *Beta maritima* L. с побережья Северо-Западной Европы в конце первого года жизни (фото В. П. Зосимовича)

Наиболее древним мезофитным видом секции Corollinae является *B. macrorrhiza*. Растения этого вида характеризуются хорошо облиственными розетками, крупными корнями (рис. 4), редко

Таблица 4

Сахаристость видов секции Corollinae

Виды	Содержание, %							
	сахарозы				сухого вещества сока			
	среднее		минимум	максимум	среднее		минимум	максимум
	M	C. var.			M	C. var.		
Beta macrorrhiza	9,76	15,7	5,4	15,2	20,64	6,83	18,0	24,5
Beta lomatogona	7,79	19,5	3,4	11,2	16,25	11,08	11,0	21,5
Beta corolliflora	11,71	7,6	9,6	14,1	23,30	3,69	21,0	25,0
Beta trigyna	11,62	11,9	8,8	15,4	20,05	11,30	15,0	28,0

размещенными крупными многоцветковыми клубочками. Вид *B. lomatogona* засухоустойчив и имеет односемянные плоды, так же как и происшедший из него высокогорный вид *B. nana*. Тетраплоидный высокогорный вид *B. corolliflora* характеризуется крупными цветками, стеблями и корнями. Гексаплоидный вид *B. trigyna* — естественный гибрид амфидиплоидного типа от скрещиваний *B. lomatogona* с *B. corolliflora*. Он характеризуется промежуточными свойствами и признаками по сравнению с родительскими видами. Вид *B. intermedia* возник в результате повторного скрещивания *B. trigyna* с *B. lomatogona* (Зосимович, 1938; Зайковская, 1939).





Рис. 4. Многолетний вид *Beta macrorrhiza* Stev.
Вверху — розетка листьев в конце первого года жизни; внизу — верхние асти корней с каудексами (фото В. П. Зосимовича)

Приводим содержание сахарозы и сухих веществ сока в конце первого года жизни у видов Corollinae (табл. 4) (по Зосимовичу, 1940).

Наименее зимостойкий вид *B. lomatogona* характеризуется пониженными показателями сахаристости и сухого вещества сока. Наиболее зимостойкий, высокогорный вид *B. corolliflora* обладает самым высоким содержанием сахарозы и сухого вещества в соке. Гибридный вид *B. trigyna* имеет средние показатели сравнительно с родительскими видами.

Естественный отбор на повышение холодостойкости видов секции Corollinae, так же как и в секции Vulgares, происходил на повышение сахаристости и особенно сухого вещества.

ЭВОЛЮЦИЯ КУЛЬТУРНОЙ СВЕКЛЫ

Введение свеклы в культуру из диких видов *B. perennis* Hal. и *B. maritima* L., у племен и народностей южноазиатских, переднеазиатских, присредиземноморских и западноевропейских областей происходило независимо в ряде мест. В то же время в период развития производительных сил и обменных связей лучшие формы культурной свеклы как продукт труда многих поколений земледельцев были распространены из районов своей первоначальной культуры в другие области.

Первые формы культурной свеклы листового направления были отобраны из низкосахаристых, короткостадийных популяций вида *B. perennis* в условиях мотыжного, а затем пашенного огородного поливного земледелия Месопотамии, по-видимому, в третьем тысячелетии до н. э. В трипольском и скифском периодах истории каких-либо сведений о свекле не обнаружено. В северном Причерноморье культурная свекла появилась перед началом новой эры. Ее старые славянские названия «севкл», «сеукл», «сеутл» греческого происхождения.

В списках огородных растений садов Вавилонии VIII в. до н. э. числится и свекла — «силква», называвшаяся также «силка» и «селква». Арамейское наименование свеклы «селква», древнееврейское — «селке», «селек», древнегреческое — «тевтлон», «севтлон», арабское — «силк», тюркское — «зылх» обозначают дикую и примитивную листовую свеклу и происходят от ее древнейших названий в Месопотамии.

В присредиземноморских странах листовые формы были введены в культуру из местных сорных популяций дикой свеклы (*B. maritima*) независимо от Сирии и Вавилонии. Горько-сладкий вкус листьев и корней свеклы, богатых разнообразными солями, привлек внимание древних врачевателей и врачей. Свекла стала широко известным в медицине лекарственным растением (Эудемос, Гиппократ, Диоскорид, Ибн Сина и др.). Врач Эудемос (Eudemos, 1566) в античной Греции (IV в. до н. э.) указывает, что существовали формы «белой» и «вильчатой», а также «народной» и «гладкой» свеклы. Теофраст (1951) отмечает только существование «белой» и «черной» свеклы. Мы установили, что «черной» свеклой в древней Греции и Риме обозначалась дикая свекла с темно-зелеными листьями и неокрашенным белым корнем, а не красно-пигментированная свекла, как полагал Липпманн (Lippmann, 1925, 1934). Название свеклы *Beta* объясняется сходством проростков свеклы с греческой буквой β (бета).

В древнем Риме культурная свекла была представлена в основном разнообразными листовыми формами. Примерно в I в. н. э. листовая свекла распространилась в римские провинции Северо-Западной Европы. Там происходили ее акклиматизация и гибридизация с местной высокосахаристой дикой свеклой *B. maritima* и отбор листовых форм из этого дикого вида.

В раннем средневековье в Западной Европе выращивали только листовую свеклу. Ее названия во Франции римского происхождения (bete, bette, betha, blette, reparée, jotte, poyreé, poirée). Древнегерманские названия свеклы указывают на то, что это была листовая форма и появилась из Рима: cicula, Römsch, chrut (Kraut), Romisch Kol (Kohl), mangelchrut (Kraut), mangelt, mangolt (Зосимович, 1936, 1939, 1940). Все эти обозначения и характеристики свеклы свидетельствуют, что до крестовых походов корнеплодной свеклы в Западной Европе еще не было.

Первые примитивные формы корнеплодной свеклы появились позднее листовой, примерно в первом тысячелетии до н. э., в результате отбора в горных областях Передней Азии. Там человек и природа действовали в одном направлении. Современные названия корнеплодной свеклы в Передней Азии имеют иранские корни (гвун-дур, гундар, гундур). В Таджикистане, Узбекистане она называется «лавлаги». Турецкое название сахарной свеклы «шугундар», «шагондар», «чугундар», а столовой — «панджар». Армянское название свеклы «чекендер», талышское—«чаганды», грузинское—«чархали» и т. д. Индийское обозначение дикой свеклы «паланка» относится к началу новой эры.

Старые арабские названия «селк», «силк», испанское «ацельга», португальское «асельга» имеют арабские и еще более древние корни из языка народов восточного Средиземноморья. В VIII—XII вв. арабская торговля распространила свеклу в Индии, Китае, Японии и в Южной Сибири. В это же время корнеплодная свекла была широко известна в Византии, где ее называли «сескла», «сескула», «севтлон», «севклон», «севкла». Названия свеклы у славян, народов Балканского полуострова и Венгрии имеют греческие корни. Наряду с репой и капустой свекла была в Киевской Руси широко распространенным огородным растением (Аристов, 1866). В дальнейшем в Подмосковье выращивалась преимущественно огородная столовая корнеплодная свекла, а на Украине кроме столовой — листовая свекла «бурак» или «ботвина», а по-польски «боцвина» или «цвикла» (Зосимович, 1960).

Используя крестовые походы, европейские купцы захватили торговые рынки Ближнего Востока. Первоначальное возделывание корнеплодной свеклы в Западной Европе поэтому началось в Северной Италии и в прирейнских областях Германии и Швейцарии, прилегающих к торговым путям в Левант. Это дает основание утверждать, что семена корнеплодной свеклы были интродуцированы из Леванта в Западную Европу в XII—XIII вв.

При совместном выращивании листовой и корнеплодной свеклы в огородах и садах Западной Европы неизбежно происходила их естественная гибридизация.

В XVIII в. возникли две формы культурной свеклы: столового и кормового направлений. В 1747 г. Маргграф (Marggraf, 1747) обнаружил в свекле тростниковый сахар. Исходные для современной сахарной свеклы формы силезской свеклы были отобраны

Ахардом в Германии из расщепляющихся естественных гибридов между листовой и корнеплодной свеклой (Зосимович, 1936, 1939, 1940). Уже первые популяции сахарной свеклы имели более высокую сахаристость (10—12%) по сравнению с исходной корнеплодной свеклой (6—7%).

В Европе и России во второй половине XVIII столетия начинаются поиски местных сахароносных растений. Рост городского населения открыл внутренние рынки сбыта сахара и толкал отсталое сельское хозяйство к созданию отечественного сахароварения. Кроме того, в конце XVIII и начале XIX в. каждая из континентальных стран хотела освободиться от монополии Англии по производству и продаже колониального сахара из сахарного тростника.

В России и в Западной Европе свеклосахарная промышленность появилась на грани XVIII—XIX вв. В 1792 г. аптекарь-химик И. Биндгейм, ставший позднее преподавателем Московского университета, опубликовал работу по извлечению сахара из свеклы, арбуза, тыквы и других сахаристых растений. В 1800 г. Я. С. Есипов первым сообщил об удачном производственном извлечении сахара из свеклы. Первые сахароварни были выстроены в 1801 г. Казаковым в селе Богородицком и в 1802 г. Есиповым и Бланкеннагелем в селе Алябьево Тульской губернии. До 30-х годов XIX в. сахарную свеклу выращивали рассадой при разреженном насаждении на огородах и пересаживали на грядки или в «хребты». В поле свеклу вначале выращивали рассадой, а затем гнездовым способом посева, и только в середине XIX в. свекловоды перешли на посев рядами.

В первую половину XIX в. улучшение силезской свеклы происходило путем отбора растений с грушевидной формой корня. Передовые методы селекции животноводов были впервые с успехом использованы в середине XIX в. Вильмореном на сахарной свекле как важном промышленном растении. Особенно ценными оказались индивидуальный отбор, изоляция отобранных семенников и проверка ценности родоначальных форм по качеству их потомства методом номерной элиты (Vilmorin, 1886). В середине XIX в. Вильморен повторно скрестил низкосахаристый сорт Империаль Кнауэра с листовой свеклой (Гавронский, 1882). Он проводил отбор высокосахаристых форм и доказал наследование высокой или низкой сахаристости в ряде поколений.

Интенсивный рост посевных площадей, занятых сахарной свеклой, в России во второй половине XIX в. увеличил спрос на семена сахарной свеклы. Первые семенные хозяйства, улучшавшие и продававшие семена свеклы, были организованы в 1850 г. Л. Вальковым в г. Калиновке Винницкого уезда и А. А. Бобринским в Смеле. Лучшими семенными хозяйствами в 70—80-е годы были Уладовское, Шпиковское, Смелянское, Шполянское и др. В эти годы выращивали ежегодно около 100 тыс. *ц* семян сахарной свеклы. Улучшались семена иностранного и местного происхождения (Гавронский, 1882; Богданов, 1887; Карлсон, 1888; Заленский, 1919; Walk-

hoff, 1874). Лучшими селекционерами-семеноводами в конце XIX в. у нас были Н. П. Харкевич, Евстратьев, Э. Р. Карлсон, Ф. А. Гавронский, А. Е. Зайкевич, И. П. Држевецкий, Ф. К. Куделька и др.

Всю вторую половину XIX в. продолжалась борьба за повышение сахаристости свеклы. Для достижения этого сужали междурядья и увеличивали густоту насаждений. Свеклу начали высевать после озими, а не по пару, удобряя ее суперфосфатом и дефекатом. Повышение сахаристости свеклы было достигнуто массовым отбором. Сахаристость определяли методом удельного веса, позже — поляриметрически. Содержание сахара в свекле было поднято с 13—14% в 70-е годы до 15,0% в конце XIX в. и до 18,0% к 1910 г. За этот период резко улучшилось и технологическое качество сахарной свеклы как сырья.

Сравнительное изучение изменений состава культурной свеклы за вторую половину XIX в., по данным Кенига и Бёмера (König, Bömer, 1903), приведено в табл. 5.

Таблица 5

Изменение химического состава культурной свеклы во второй половине XIX в

Показатели	Кормовая Оберндорф		Столовая	Сахарная			
				Империаль	Силезская	Воганка	
	1861 г.	1895 г.	1886 г.	1861 г.	1861 г.	1895 г.	1895 г
Вода, %	87,6	89,4	88,5	82,6	79,6	78,7	74,8
Сырое вещество:							
азотистые вещества, %	1,41	1,06	1,50	0,86	1,52	0,97	1,42
жир, %	0,20	0,08	0,10	0,20	0,22	0,02	0,03
сахароза, %	6,20	5,5	5,0	10,51	13,64	14,33	16,41
безазотистые экстрактивные вещества, %	8,92	7,45	7,88	3,92	2,63	3,66	4,64
	(включая сахарозу)			(в дополнение к сахарозе)			
сырая клетчатка, %	0,90	0,97	1,07	1,00	1,16	1,17	1,45
зола, %	0,95	1,03	1,00	0,94	1,26	1,18	1,19
Сухое вещество, %	12,4	10,6	11,6	17,4	20,4	21,3	25,1
В % на сухое вещество:							
азотистые вещества	12,28	10,06	12,56	5,23	4,76	4,62	5,69
безазотистые экстрактивные вещества	77,70	70,93	65,94	87,83	82,61	85,64	84,49
сахароза в сухом веществе	55,4	54,3	43,4	60,6	83,6	66,6	65,7
азот в сухом веществе	1,46	1,61	2,01	0,84	0,76	0,74	0,91

Данные табл. 5 показывают, что в результате усилий селекционеров сухое вещество и оводненность тканей у кормовой и столовой свеклы изменились мало. Значительно снизилась оводненность тканей в корнях сахарной свеклы и одновременно повысилось содержание сухого вещества. Повысилось содержание сахарозы, а следовательно, и безазотистых экстрактивных веществ. Общее ко-

личество азотистых соединений в сыром веществе почти не изменилось. В сухом веществе количество азотистых соединений значительно меньше у сахарной свеклы, чем у кормовой и столовой. Содержание сырой клетчатки и золы в сыром веществе несколько увеличилось к концу XIX в. у сахарной свеклы сравнительно с кормовой и столовой. У всех разновидностей и особенно у сахарной свеклы к концу изученного периода понизилось содержание жира. В этот период сахарная свекла имела несколько повышенный процент золы в сыром веществе по сравнению с кормовой и столовой свеклой.

В конце XIX и начале XX в. широко внедряется в селекцию индивидуально-семейственный отбор. В течение всего XIX в. селекционеры стремились освободиться от экземпляров сахарной свеклы с вильчатыми корнями, унаследованными от листовой свеклы и биотипов с признаками кормовой свеклы. Наиболее выдающимися селекционерами в начале XX в. были Э. Ю. Заленский, Ц. В. Рытель и Л. Л. Семполовский, Н. В. Устьянович, И. Дзенгелевский, Ю. Вышинский и др. (Зосимович, 1960; Семполовский, 1930). Э. Ю. Заленский (1919) на Немерчанской станции разработал методику индивидуального отбора с оценкой потомств одновременно в различных экологических условиях, метод стандартов, метод физиологически дополняющих друг друга наследственно устойчивых номеров в смесях и др. Эти методические приемы не потеряли своей ценности и в настоящее время. В начале XX в. наблюдается уже четкое разделение сортов сахарной свеклы на сортотипы сахаристого, нормального и урожайного направлений.

Площади, занятые под сахарной свеклой в России, к 1900 г. увеличились до 531 тыс. *га,* а к 1914 г. возросли до 722 тыс. *га.*

Перед первой мировой войной в России выращивали ежегодно до 400 тыс. *ц* семян сахарной свеклы. Ежегодно экспортировали за границу 100—125 тыс. *ц* семян. Около 450—500 хозяйств занимались семеноводством сахарной свеклы. Постановка селекционного дела по сахарной свекле в России у лучших фирм была передовой и не уступала европейской.

Великая Октябрьская социалистическая революция уничтожила все социально-экономические отношения старой, помещичье-капиталистической России.

В 1920 г. в Киеве было создано Сортоводно-семенное управление Сахаротреста (ССУ). Это учреждение организовало восстановление, планирование и развитие селекции и семеноводства сахарной свеклы в СССР. В 1923 г. ССУ приняло решение о замене в селекции сахаристого направления, господствовавшего в дореволюционной России, урожайным и урожайно-сахаристым. В Советском Союзе коренным образом изменилась география промышленного свеклосеяния по сравнению с дореволюционной Россией. На Украине площади свеклосеяния выросли с 558,2 тыс. *га* в 1913 г. до 1,5 млн. *га* в 1961 г. В РСФСР площади свеклосеяния увеличились с 115,1 тыс. *га* в 1913 г. до 2,0 млн. *га* в 1961 г. Всего по СССР



в 1961 г. сахарная свекла занимала около 4 млн. *га*, а в 1963 г. — свыше 5,7 млн. *га*.

Резкое расширение свеклосеяния в СССР потребовало организации ряда научно-исследовательских институтов (НИС, УНИЦ, ЦИНС, ВНИС и ВНИИСП) и новой сети из 14 свекловичных селекционных станций для выведения высокопродуктивных сортов, приспособленных к местным почвенно-климатическим условиям.

В первой четверти XX в. прогресс в повышении сахаристости замедлился. Поэтому в 30-х годах началась разработка новых методов и направлений селекции (использование гетерозиса, триплоидных гибридов, стерильности пыльцы, устойчивость к болезням и т. д.). Была усилена работа по гибридизации с привлечением других форм культурной и дикой свеклы. Основными особенностями селекции сахарной свеклы в СССР являются планово построенная организация всей селекционно-семеноводческой работы, экологическое выведение и районирование сортов и в соответствии с ним отпуск сортовых семян сельскохозяйственному производству. В СССР произведено районирование признаков и свойств, по которым выводят сорта с учетом почвенно-климатических особенностей зон и областей свеклосеяния (Зосимович, 1960). В последние годы выращивается ежегодно свыше 1 млн. *ц* семян сахарной свеклы.

В начале советского периода самый высокий выход сахара с гектара имели сорта урожайного направления старого типа с пониженной сахаристостью. Лучшие новые сорта в опытах госсортоиспытания занимают сейчас одновременно первые места по урожаю, сахаристости и сбору сахара с гектара. Сбор сахара районированных сортов за последние 20 лет повысился на 3,8 *ц/га*, а сахаристость возросла на 0,7%.

Самых больших успехов по результатам селекции сахарной свеклы в СССР добились акад. А. Л. Мазлумов и Н. А. Савченко (Мазлумов, 1950) на Рамонской станции (сорта Р 06, Р 931, Р 023), а также Т. Ф. Гринько и П. И. Гордиенко на Верхнячской станции (сорта В 038, В 031, Ч 072, Ч 077) (Гринько, 1957). Большое будущее в дальнейшем прогрессе селекции и полной механизации культуры сахарной свеклы в СССР принадлежит сортам свеклы с односемянными плодами, выведенным группой сотрудников ВНИС, Белоцерковской и Ялтушковской станций: О. К. Коломиец, С. П. Устименко, М. Г. Бордонос, А. В. Поповым, Г. С. Мокан, В. П. Зосимовичем, И. Ф. Бузановым и др. (Бордонос, 1937; Коломиец, 1956; Зосимович, 1957а).

СОВРЕМЕННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФОРМ КУЛЬТУРНОЙ СВЕКЛЫ

В процессе своего исторического развития листовая и корнеплодная культурная свекла земного шара образовала такие основные климатипы и экотипы:

1. Переднеазиатский климатип, сформированный восточносредиземноморским, малоазиатским нагорно-степным и восточным горным, а также припонтийско-абхазским экотипами.

2. Иранский климатип, образованный зувандским высокогорным, ирано-афганским нагорным, туранским и нагорным среднеазиатским экотипами.

3. Индийский климатип, в который входят пенджабский и бенгальский экотипы.

4. Средиземноморский климатип, образованный египетским низменным, североафриканским горным, средиземноморским, южноевропейским и североадриатическим экотипами.

5. Европейский нагорный климатип, сформированный западноевропейским герцинским нагорным и среднеевропейским горным экотипами.

6. Атлантико-европейский климатип, включающий приморский, западноевропейский, субсарматский и прибалтийский экотипы.

7. Восточноевропейский степной климатип, состоящий из придунайского и северокавказского степных экотипов.

8. Восточноевропейский лесостепной климатип, включающий западный (польский), центральный (украинский) и восточный (русский) экотипы; западносибирский лесостепной климатип и экотип.

9. Североамериканские климатипы, образованные канадским лесостепным, северовосточным приозерным, среднезападным и южным нагорными, а также калифорнийским экотипами.

Климатипы и экотипы групп и форм культурной свеклы существенно отличаются друг от друга и приспособлены к комплексу почвенно-климатических особенностей тех областей, где они выведены и произрастают.

Каждый сорт культурного растения представляет собой популяцию, обладающую хозяйственно полезными признаками в ареале своего производственного выращивания. Сорта, ценные у себя на родине, при интродукции в другие почвенно-климатические зоны и условия часто теряют свои хозяйственные свойства, поражаются болезнями, становятся цветушными или дают много «упрямцев» и т. д. Поэтому в новых районах они могут быть использованы только после постепенной, ступенчатой акклиматизации с помощью отдаленных эколого-географических скрещиваний и последующего отбора.

Изучение исторического формообразовательного процесса позволило установить филогенез ряда современных групп этого важнейшего растения (рис. 5).

Исходным видом свеклы, введенным в культуру, были сорные, низкосахаристые, короткостадийные популяции вида *Beta perennis,* произраставшего в странах, окружающих Средиземное море, и особенно в южной части Передней Азии.

Формы примитивной культурной листовой свеклы (*Beta foliosa*) осенне-зимнего земледелия и высокогорные формы Малой Азии

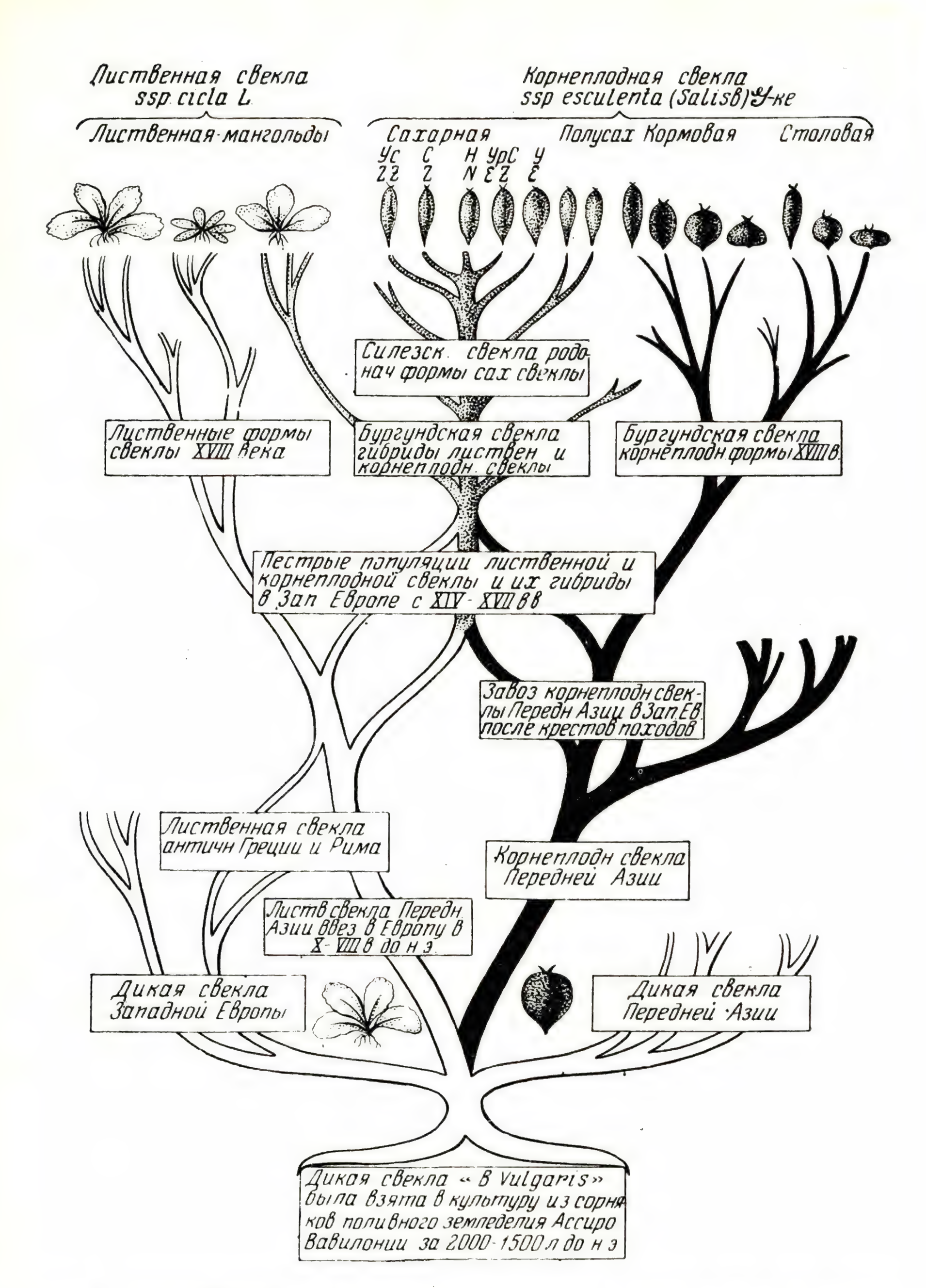


Рис. 5. Происхождение форм европейской культурной свеклы вида *Beta vulgaris* L.

имеют розетки из многочисленных темно-зеленых небольших листьев копьевидной формы. Южные формы листовой свеклы весенне-летнего земледелия характеризуются светло-зелеными листьями и белыми черешками. Корни у всех форм вильчатые и деревянистые.

Современная корнеплодная культурная свекла Передней Азии (*Beta crassa*) отличается большим разнообразием форм корня и пигментации. У корнеплодной свеклы иранского климатипа корни имеют разнообразную форму и пигментацию и полностью погружены в почву; розетка, состоящая из толстых, суккулентных, серо-зеленых листьев с крупными пластинками и длинными черешками, прижата к земле. Такая конституция растений в нагорных континентальных условиях позволяет повысить продуктивность путем защиты почвы у корня днем от пересыхания, а ночью от переохлаждения. Копьевидная форма и гладкие пластинки листьев у многих популяций переднеазиатской корнеплодной свеклы указывают на их происхождение от местной листовой, а последней от дикой свеклы. В горных, более влажных районах свекла имеет полупогруженный корень. Ткани содержат больше красных и желтых пигментов, окрашены интенсивнее и в то же время более однообразно. У ряда популяций грани черешков в нижней их трети пигментированы антоцианом. Горные условия резко усиливают интенсивность корнеобразования, а также развитие пигментов у свеклы и других растений.

Погруженность корнеплода в почву и разнообразие пигментов свойственны также и иранскому климатипу семейства крестоцветных (Синская 1926, 1928, 1948; Красочкин, Узунов, 1931; Красочкин, 1957).

Листовая свекла (*B. foliosa*) и корнеплодная свекла (*B. crassa*) стран Передней Азии образовали ряд подвидов, сходных разновидностей и форм. Все они содержат мало сахара, так как происходят от низкосахаристого вида *Beta perennis* Hal.

У культурных форм свеклы Южной и Западной Европы, отобранных из местных листовых популяций вида *B. maritima* L., листья темно-зеленые, характерные для северных экотипов и популяций осенне-зимнего земледелия южных средиземноморских форм. Южные формы весенне-летнего земледелия имеют светло-зеленую, салатную пигментацию листьев и белые черешки. Такая листовая свекла выращивалась в древней Греции и Риме.

Акклиматизация переднеазиатской корнеплодной свеклы вида *Beta crassa* и листовой свеклы *B. foliosa* была ступенчатой. Впервые ее акклиматизировали в северной Италии, затем она продвинулась в Верхне-Рейнскую долину. Третий этап акклиматизации осуществился в горных районах Западной Европы. Здесь в процессе отбора сформировались нагорный европейский экотип корнеплодной свеклы, имеющей корни различной формы, особенно интенсивно растущие над поверхностью почвы, и экотип крупночерешковой салатной свеклы.

При повышенных температурах приземного воздуха размещение корнеплода над землей способствует повышению скороспелости. Скороспелости и урожайности способствует и интенсивное развитие красных антоциановых, а также желтых флавоновых и флавоноловых пигментов, так как при этом усиливается поглощение корнями свеклы солнечных лучей с длиной волны 420—565 *ммк,* т. е. фиолетовых, синих и зеленых (Красочкин, 1957). Южные слабо пигментированные сорта свеклы поглощают меньше этих лучей, чем сорта, происходящие из умеренных широт и горных районов. В умеренных широтах и в горах поглощение лучей этой части спектра пигментами надземных корнеплодов свеклы, на наш взгляд, составляет существенный источник дополнительной энергии для процессов метаболизма. При этом у свеклы должно иметь место более интенсивное образование белков, витаминов, ферментов и прочих соединений, синтез которых связан с воздействием коротковолновой части видимого спектра. После отмирания летних листьев, когда корнеплоды подвергаются действию интенсивной прямой ультрафиолетовой радиации, пигменты играют защитную роль.

Гибридное происхождение пигментированных форм листовой свеклы доказывает ряд биологических и морфо-физиологических особенностей этих форм.

Согласно нашей теории, сахарная свекла по своему происхождению представляет собой сложный гибрид между переднеазиатской корнеплодной и западноевропейской листовой свеклой. В середине XIX в. сахарная свекла была улучшена до современного состояния при помощи повторного скрещивания с листовой свеклой, а также путем массового отбора на повышение сахаристости и специальной агротехники, способствовавшей повышению сахаристости (Зосимович, 1936, 1939, 1940, 1957). Только в XX в. началась дивергенция сортов сахарной свеклы на сахаристое, нормальное и урожайное направления. В последнее время появились сорта урожайно-сахаристого направления и формы раздельноплодной свеклы. Выведен ряд тетраплоидных форм и высокопродуктивных триплоидных гибридных сортов.

У современной сахарной свеклы изменены все морфо-физиологические и биохимические корреляции по сравнению с исходными родительскими формами. В результате мероприятий, повышающих сахаристость, сахарная свекла стала более позднеспелой и более облиственной в период уборки. Зольность и количество белковых соединений, в особенности амидных форм, понизились в сравнении с исходными формами корнеплодной свеклы.

Используя метод гибридизации листовой свеклы с кормовой, сотрудникам лаборатории селекции и генетики ВНИС удалось выяснить ряд ценных фактов и воспроизвести становление сахарной свеклы. Оказалось, что при скрещиваниях кормовой, столовой и полусахарной свеклы с листовой (*ssp. cicla*) или дикой свеклой (*B. maritima* L.) средняя сахаристость гибридов первого (F_1) и второго (F_2) поколений значительно выше, чем у родительских форм, но

близка к сахаристости гибридов первого и второго поколений между сахарной свеклой и соответствующими сортами кормовой, столовой и полусахарной свеклы. В первом поколении и особенно во втором значительное число гибридных растений этих скрещиваний уже имеет сахаристость типа сахарной свеклы. В третьем поколении потомство ряда гибридов, отобранных во втором поколении, имело сахаристость, не уступающую сахарной свекле.

По характеру распределения сахарозы в сосудистых пучках и паренхиме сахарная свекла занимает промежуточное положение между кормовой и листовой свеклой (Оканенко, 1940, 1957). По нашему мнению, это также служит доказательством гибридного происхождения сахарной свеклы. Данные А. С. Оканенко (1940, 1957) о распределении сахарозы в кольцах сосудистых пучков и в межкольцевой паренхиме показывают, что у ряда гибридов листовой свеклы с сахарной и полусахарной свеклой содержание сахарозы в зонах межкольцевой паренхимы значительно выше, чем в зонах сосудистых пучков.

Эти факты открывают новые перспективы для дальнейшего повышения сахаристости сахарной свеклы.

Гибриды первого поколения, по данным С. Е. Гомоляко (1952), имеют промежуточный тип наследования плотности сосудистых колец, густоты сосудистых пучков на единицу площади корня, ширины зон межкольцевой паренхимы. Число колец сосудистых пучков у гибридов мангольдов и кормовой свеклы увеличивается на 2—3 кольца по сравнению с родительскими формами. Процесс утолщения корня у этих гибридов происходит как за счет увеличения размеров колец сосудистых пучков, так и за счет увеличения зон паренхимы. Высокосахаристые гибриды этого типа имеют анатомическую структуру, типичную для сахарной свеклы.

Таким образом, скрещивания листовой свеклы с кормовой и столовой показали, что лишь этим способом можно получить новые признаки, свойственные сахарной свекле и отсутствующие у родительских форм, и полностью подтвердили нашу теорию гибридного происхождения сахарной свеклы.

Данные о химическом составе дикой *B. maritima* северной Адриатики, листовой, столовой, кормовой и сахарной свеклы в середине XX в. (König, Bömer, 1903; Proskowetz, 1892, 1894, 1895, 1896, 1897, 1900, 1901, 1902) показывают, что за 60 лет в столовой и особенно сахарной свекле повысилось содержание сухого вещества и снизилась оводненность тканей (табл. 6). Листовая свекла вообще характеризуется высоким содержанием сухого вещества и пониженной оводненностью тканей корней, близкой к дикой свекле. У кормовой свеклы только сорта, выведенные в результате ее гибридизации с сахарной свеклой, имеют повышенное количество сухого вещества, промежуточное между обеими родительскими формами. Содержание сахарозы у кормовой и столовой свеклы осталось без существенных изменений за последние 100 лет, а у сахарной значительно повысилось в результате методического отбора и влияния

Таблица 6

Химический состав дикой и культурной свеклы в середине XX в.

Показатели химического состава	Дикая *B. maritima* окультуриваемая		Листовая свекла 1950—1960 гг.	Столовая 1950—1960 гг.	Кормовая 1950—1960 гг.	Сахарная 1950—1960 гг.
	однолетняя	двулетняя				
Вода	79,40	75,20	82,4—76,6	84,4—80,1	89,10—87,10	76,00—74,60
Сахароза	10,50	13,00	7,2—13,1	9,5—11,3	6,10—7,80	15,20—21,90
Моносахара	0,17	0,25	0,8—1,9	0,2—1,0	0,31—0,55	0,200—0,56
Общий азот	—	—	—	—	—	0,272—0,336
Белковый азот (N × × 6,25)	0,50	1,10	—	1,3—1,8	0,80—2,30	0,120—0,150
Небелковый азот	0,80	1,70	—	—	—	0,070—0,120
Сырая клетчатка	2,00	2,50	—	0,7—1,1	0,6—1,0	1,450
Чистая зола:						
Адриатика	0,05	0,67	—	0,9—1,1	0,8—1,5	0,600—0,800
Северо-Западная Европа	1,17	1,39				
Сухое вещество	20,60	24,80	17,6—23,4	16,6—19,9	10,9—12,9	24,000—25,400
Сахароза в сухом веществе	51,00	52,40	40,0—55,9	57,2—66,0	56,0—60,0	73,600—80,900

агротехники. Процентное содержание моносахаров особенно велико у листовой и кормовой свеклы и несколько меньше у столовой, сахарной и дикой свеклы (*B. maritima*) северной Адриатики, окультуренной в Чехословакии Просковцем.

Содержание сахарозы в сухом веществе очень резко увеличилось у сахарной свеклы и немного повысилось у столовой. У остальных форм дикой и культурной свеклы за исследованные 60 лет оно осталось почти без изменений. Листовая свекла по этому признаку ничем не отличается от дикого вида *B. maritima* L. Белкового азота (N×6,25) сахарная свекла содержит значительно меньше, чем столовые и кормовые сорта. Сахарная свекла по количеству сырой клетчатки занимает промежуточное место между дикой и листовой свеклой, с одной стороны, и формами кормовой и столовой свеклы — с другой. Зольность современной сахарной свеклы резко снижена сравнительно с зольностью дикой свеклы Западной Европы, а также кормовых и столовых форм (табл. 7).

Данные таблицы показывают, что по содержанию окиси калия в золе, так же как и по количеству фосфорной кислоты, каких-либо существенных изменений в процессе эволюции от дикой свеклы к культурной не произошло. Зола кормовой и столовой свеклы со-

держит больше фосфорной кислоты, чем зола дикой и сахарной форм. В золе сахарной свеклы резко уменьшено содержание натрия и увеличено содержание кальция сравнительно с кормовой и дикой свеклой. Заметно меньше в золе сахарной свеклы количество окиси железа и хлора. В золе свеклы кормовых и столовых сортов коли-

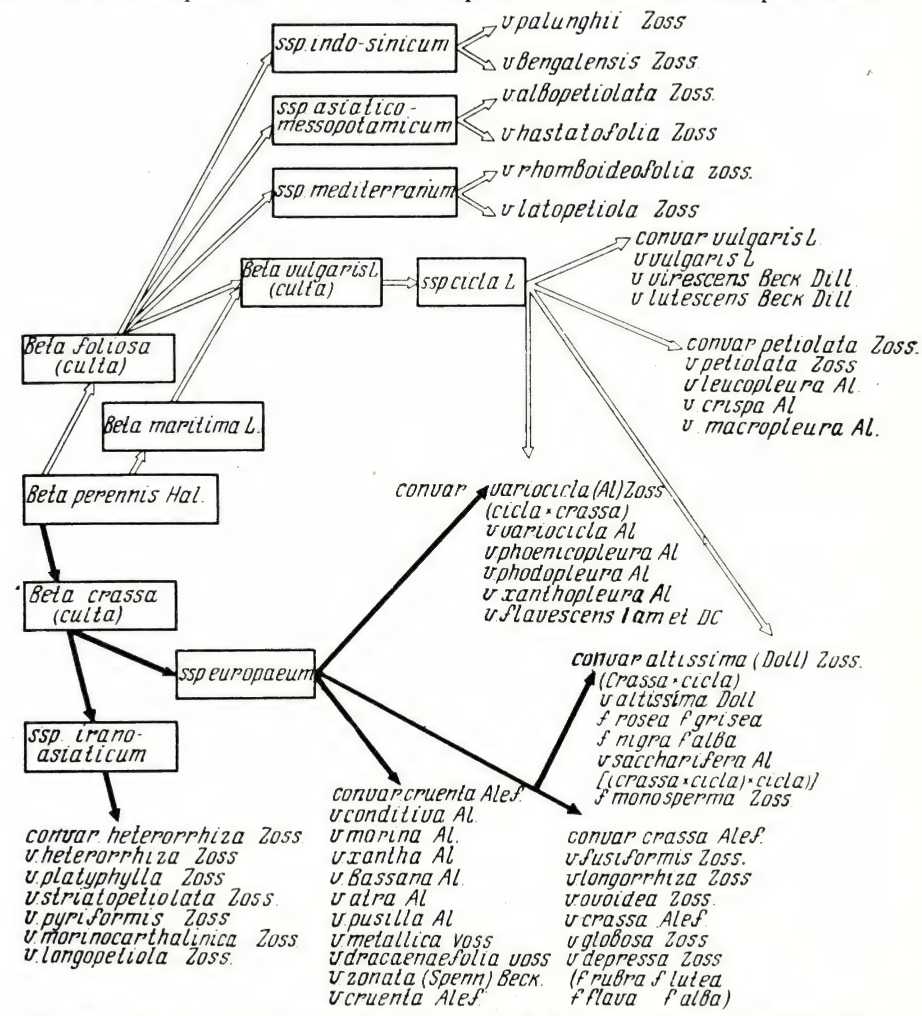


Рис. 6. Филогенетическая система культурной свеклы conspecies *Beta vulgaris* L.

чество окиси магния меньше, а серной кислоты больше, чем у сахарной и дикой свеклы.

Таким образом, методический отбор на повышение сахаристости привел к увеличению доли сухого вещества, уменьшению оводненности тканей, уменьшению содержания азотистых соединений и

Таблица 7

Содержание зольных элементов в корнеплодах дикой и культурной свеклы (по данным König, Bömer, 1903; Saillard, 1922; Бабичева, 1961)

Химический состав золы	Дикая свекла *B. maritima*, Северная Франция	Кормовая и столовая свекла	Сахарная свекла 1950—1960 гг.
K_2O	32,0	33,4—42,1	27,6—35,4
Na_2O	8,3	8,4—18,3	1,1—1,4
CaO	3,8	6,5—8,6	13,1—19,9
MgO	8,9	2,5—5,1	5,5—7,7
Fe_2O_3	1,8	0,7—1,9	0,4—0,6
MnO	8,9	—	0,4—0,5
P_2O_5	9,5	14,0—19,4	6,8—9,5
Cl	6,0	0,8—1,3	1,3—1,9
SO_3	3,1	10,8—16,0	5,5—7,0
SiO_2	12,5	3,1—7,4	—

общей зольности корня сахарной свеклы. В результате отбора у сахарной свеклы повысилось количество и долговечность листьев во второй половине вегетации и число колец сосудистых пучков в корне сравнительно с кормовой и столовой свеклой.

Приводим составленную нами схему филогенетической классификации культурной свеклы (рис. 6).

Знание филогенеза свеклы позволит еще более эффективно управлять ее наследственной изменчивостью для удовлетворения возрастающих потребностей нашего общества.

ЛИТЕРАТУРА

Аристов Н. Огородничество и садоводство, 1866. Бабичев И. А. Сб. «Биохимия овощных культур». М.— Л., Сельхозиздат, 1961. Биндгейм И. Я. Наблюдение и опыт над некоторыми обыкновенно приготовленными и сырыми прозябающими питательными средствами. СПб., 1792. Богданов С. М. Журн. сельск. хоз-во и лесоводство, 1887, **CLIV**. Бордонос М. Г. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1937 г.». 1937. Вавилов Н. И. Тр. Всес. съезда по генетике и селекции, семеноводству и племенному животноводству, II, 1929. Гавронский Ф. А. Культура семян сахарной свекловицы в применении к условиям Юго-Западной России, 1882. Гомоляко С. Е. Сравнительно-анатомическое изучение различных форм культурной свеклы. Автореф. дисс. Киев. 1952. Гринько Т. Ф. Сб. «Селекция сахарной свеклы на повышение сахаристости». М., Сельхозгиз, 1957. Зайковская Н. Э. ДАН СССР, 1939, **XXIII**, 9. Заленский Э. Ю. Свекла в Западной России и Польше. Пг., 1919. Зосимович В. П., Сов. сахар, 1936, 4; ДАН СССР, 1938, **XX**, 9; 1939; **XXIV**, I; Сб. «Свекловодство», **I**. Киев, Гос. изд-во колх. и совх. лит-ры, 1940; Тр. съезда Всерос. бот. о-ва, 1957, **VI**; Сах. свекла, 1957а, 10; «Сб. научных трудов по селекции, агротехнике, механизации и защите растений сахарной свеклы и других культур». Киев, 1959; Сб. «Семеноводство сахарной свеклы». Киев, изд. УАСХН, 1960, Ильин М. М. Флора СССР, VI, Изд-во АН СССР, 1936; Сов. бот., 1937, 6. Карлсон Э. Изв. Петровск. землед. лесн. акад., 1888, **XI**, I. Коломиец О. К. Сах. свекла, 1956, 7. Красочкин В. и Узунов В. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции,

1931, **26**, Красочкин В. Т. Тр. по прикл. бот. генет. и селекции, 1957, **31**, I. Мазлумов А. Л. Селекция сахарной свеклы. М., Сельхозгиз, 1950. Оканенко А. С. и др. Научн. зап. по сах. пром., 1940, 1—2; Сб. «Свекловодство», **I**, Киев, Гос. изд-во колх. и совх. лит-ры, 1940; Сб. «Селекция сахарной свеклы на повышение сахаристости». М., Сельхозгиз, 1957. Семполовский Л. Л. Тр. Уладово-Люлинецк. селекц. станции, 1930, **I**. Синская Е. Н. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1926, **16**, 1; 1928, **19**, 3; Динамика вида. М., Сельхозгиз, 1948. Теофраст. Исследование о растениях. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1951. Траншель В. А. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1927, **17**, 2. Decoux L., Roland G. Publ. de l'Inst. Belge pour l'Amel. de la Betterave, 1935, **5**. Eudemos. Lib. De Oleribus, Ped. Dioscoridi «Pharmacorum simplicium» Lib. secundus, **123**, B., Cap. **CXXXVI**. De Beta, Ed. 1566. König J. u. Bömer A. Nahrungs und Genussmittel, 1903; I. Lippmann E. O. Geschichte der Rübe (Beta) als Kulturpflanze. Berlin, 1925. Lippmann E. Ztschr. d. Ver. d. Dz. 1934, **84**. Marggraf A. Chemische Versuche einen wahren Zucker aus verschiedenen Pflanzen, die in unseren Landern wachsen zu ziehen (Ed. 1761, 1907). Leipzig, 1747. Proskowetz E. Oster. Ung. Ztschr. f. Zuckerind. u. Landwirtsch., 1892, 1894, 1895, 1896, 1897, 1900, 1901, 1902; Oester. Ung. Ztschr. für Zuckerind. u. Landwirtsch., 1896, **XXV**. Saillard E. Compt. Rend. d. Acad. Sci. 1922, **174**, 6. Ulbrich E. Die Natürl. Pflanzenfam, 1934, **16**. Vilmorin L. Notices sur l'amelioration des plantes par le semis et consideration sur l'hereditě dans les végétaux. Paris (1850, 1851, 1856), 1886. Walkhoff L. Traite complet de la fabrication et raffinage du sucre de betteraves, 1874.

АНАТОМО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

ВАЖНЕЙШИЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Своеобразная топография проводящих тканей в осевых органах маревых давно привлекает внимание ботаников. Действительно, по строению стебля и корня маревые резко отличаются от других двудольных растений. В то время как у большинства двудольных утолщение осевых органов происходит за счет деятельности одного однажды возникшего камбиального кольца, у маревых утолщение корня и стебля осуществляется за счет нескольких камбиальных колец, многократно возникающих среди паренхимных тканей (Арциховский, 1928).

На это свойство маревых ботаники обратили внимание еще в 20-х годах прошлого столетия. Ботаническая наука того времени не могла, конечно, объяснить явление, выходящее за рамки обычных представлений, поэтому ботаники XIX в., например Д. А. Бари (1880), считали поликамбиальность маревых необъяснимой анатомической особенностью, возникшей в неизвестное время и по неизвестной причине (Шилкина, 1953). Де Кандоль назвал поликамбиальность аномалией. Этот обычай — трактовать структурые явления, противоречащие нашим обычным представлениям, как аномалию, вместо того, чтобы с помощью обстоятельного анализа попытаться объяснить их, к сожалению, быстро укоренился в науке, превратившись в печальную привычку (Радкевич, 1947).

В учебнике ботаники Бонье и Саблона (Bonnier, Sablon, 1901) в качестве представителя семейства маревых приведена свекла и даны схематические рисунки строения корня и стебля этого растения. На этих рисунках кольца проводящих пучков рассматриваются как «сверхкомплектные», т. е. опять-таки, как какое-то отклонение от нормального строения. Однако никакой аномалии в строении осевых органов у маревых, в частности у свеклы, нет, а есть действительно очень большое своеобразие в анатомическом строении, возникшее в филогенезе и повторяющееся сейчас в онтогенезе маревых. Поэтому термины «аномалия», «аномальное строение», «сверхкомплектные» кольца и т. п. ничего собственно не объясняют, биологической сущности явления не вскрывают, и термин «анома-

лия» не следует употреблять, по крайней мере по отношению к маревым. Можно смело сказать, что, объявив маревые аномалией, старая описательная ботаника в значительной мере затормозила изучение особенностей строения осевых органов с правильных биологических позиций.

Изучением поликамбиальной структуры занимались многие исследователи, однако удовлетворительного разъяснения этого явления до сих пор не найдено; по-видимому, в этом случае мы имели совершенно особый путь исторического развития (Радкевич, 1947). Джози (Joshi, 1937), изучавший строение некоторых маревых и амарантовых, решил, что поликамбиальность этих растений есть анцестральный признак исчезающих или почти исчезнувших двудольных. К такому же выводу пришел и М. М. Ильин (1950).

В механизме утолщения корня сахарной свеклы поликамбиальность имеет очень важное производственное значение, так как обусловливает способность корня свеклы легко разрастаться в утолщенной части и накапливать большие запасы сахара в зонах межкольцевой паренхимной ткани.

Для корня свеклы характерны высокая паренхиматизация, постоянная молодость его периферической паренхимной зоны и способность в силу этого к образованию новых колец пучков и новой паренхимы. Все это, вместе взятое, предопределяет не только возможность повышения продуктивности растения, но и повышение производственных качеств корнеплода.

В настоящее время А. Л. Курсановым (1954) показано, что корень сахарной свеклы практически не способен синтезировать сахарозу из простых сахаров, а воспринимает ее в готовом виде, или, может быть, в виде ее фосфорного эфира, из листьев, где сахароза образуется как при фотосинтезе, так и вторично из глюкозы и фруктозы.

Что же касается простых сахаров, то они используются для синтеза клетчатки и пектиновых веществ, для дыхания. Сахароза в корне является резервным веществом. Утилизация сахара, образованного в листьях, в значительной степени обусловливается физиологической организацией корня, разной у разных сортов свеклы (Оканенко, 1936), а реализация потенциальных возможностей тканей корня в значительной мере зависит от деятельности листового аппарата. Максимальное сахаронакопление возможно только при сильном развитии ассимиляционного аппарата (Оканенко, 1936, 1957).

Сахарная свекла — растение мезофитного, в известной степени даже галофитного типа. Мезофильность свеклы связана с условиями, приводящими к интенсивному обмену веществ и формообразованию. При благоприятном сочетании азотно-минерального питания и бесперебойном снабжении водой свекла интенсивно использует питательные вещества. В этих условиях развиваются анатомические особенности, способствующие усилению синтетической деятельности клеток, особенно клеток мезофилла листьев; увеличи-

ваются размер клеток, число и величина хлорофилловых зерен в них. Чем полнее удовлетворяются потребности сахарной свеклы в воде и питании в процессе вегетации, тем сильнее проявляются мезофильные свойства, а это сказывается на повышении продуктивности растения.

Приведенные сведения показывают, что по своей природе сахарная свекла высокопродуктивное растение. Это доказывают и опыты, поставленные в условиях передовой агротехники на культурных почвах. Чем культурнее почва, тем благоприятнее она для развития мезофитных растений, в том числе и для сахарной свеклы. Сама эволюция культурных растений — это, по существу, превращение ксерофитов в мезофиты, это — приспособление к культурным условиям существования.

СЕМЯ И ЗАРОДЫШ

В нормальных условиях у сахарной свеклы на втором вегетационном году образуются облиствленные цветоносные побеги (рис. 7). На них возникают многоцветковые образования, в каждом из которых 2—5 и более цветков срастаются в компактные соцветия — «клубочки». В процессе плодообразования каждый цветок с одним семезачатком превращается в односемянный плод, а соцветия-клубочки превращаются в соплодия-клубочки. Таким образом, в каждом соплодии в зависимости от числа сросшихся цветков будет несколько плодиков.



Рис. 7. Цветоносные побеги свеклы, представляющие собой сложное соцветие: *А* — общий вид побегов — поникающий колос; *Б* — верхушка побега с отдельными многоцветковыми соцветиями-клубочками. В основании боковых ветвей видны одиночные цветки

Изучение признаков соплодий и плодов популяций дикой свеклы позволило выяснить, что у таких видов, как *B. webbiana, B. procumbens, B. patellaris, B. lomatogona* и некоторых других, наблюдается раздельноплодность и плоды содержат одно семя. Раздельноплодность у дикой свеклы является приспособлением для более успешного выживания вида в жарких условиях сухих степей и полупустынь (*B. patellaris, B. lomatogona*) или в суровых высокогорных условиях (*B. webbiana, B. procumbens*). Многоплодность клубочков возникла благодаря естественному отбору в областях с густым травостоем, в более влажных климатических условиях. Большинство диких видов свеклы характе-

ризуется сильным развитием склеренхимы в околоплоднике. Для культурного разведения отобраны сорта с меньшим развитием склеренхимы в околоплоднике, так как такие семена прорастают более быстро и дружно. В очень засушливых условиях Судана и Сирии семена свеклы сами выпадают из завязи плодов и рассеиваются поодиночке (Зосимович, 1958).

В практике свеклосеяния в качестве «свеклосемян» используют не семена в буквальном биологическом понимании этого слова, а цельные, не раздробленные на отдельные плодики соплодия и отдельные плодики, полученные в результате дробления цельных соплодий, а также одноплодиковую, односемянную свеклу.

В большинстве руководств плод свеклы именуют орехом, или орешком, т. е. по общепринятой морфологической классификации относят к числу односемянных, не раскрывающихся плодов с сухим и твердым околоплодником. Действительно, плод у свеклы односемянный с сухим и твердым околоплодником, но всегда раскрывающийся. Поэтому плод свеклы — это не орех и не орешек, а настоящая коробочка. У свеклы утеряна обычная для коробочки многосемянность, но имеется такой характерный признак коробочки, как раскрывание ее по строго определенному контуру, путем сбрасывания крышечки. Именно это обстоятельство никак не позволяет плод свеклы именовать орехом (Табенцкий, 1940).

Семя свеклы лежит в плоде горизонтально, свободно и имеет почковидно-эллипсовидную форму с заостренным выступом. Окраска семени красновато-фиолетовая или темно-вишневая. Крупные семена достигают 2—3 *мм* в поперечнике при толщине 5—6 *мм* и весе 5—6 *мг*. Вес мелких семян — около 1,5 *мг*. Семя включает зародыш, перисперм, остаток эндосперма и семенные оболочки (Nestler, Stoclasa, 1898; Гомоляко, 1960).

Зародыш семени представляет собой кольцевидно согнутое тело (рис. 8), прикрытое снаружи семенными оболочками и охватывающее, в свою очередь, центральную часть семени—перисперм, содержащий резервные вещества. Кольцевидно согнутую часть зародыша составляют две параллельно сложенные семядоли, переходящие в основании в цилиндрическое тело с заостренной верхушкой — зародышевый корешок. Длина зародыша от верхушки корешка до верхушки семядоли 3—4 *мм*; больше половины длины приходится на семядоли. Размеры зародыша имеют важное практическое значение. Обычно более крупное и более тяжелое семя, первым образовавшееся в соплодии, имеет и более крупные зародыш и перисперм. Такой зародыш развивается в более крупный и сильный проросток (Орловский, 1937), а крупные и сильные проростки, как известно, обгоняют в росте более слабые и дают в конечном результате растения с более крупным корнеплодом (Задлер, 1952).

В самом кончике зародышевого корешка размещается типичная верхушечная меристема, прикрытая корневым чехликом (Matthysen, 1912). Из этой меристемы развиваются центральный цилиндр корня, первичная кора, кожица и корневой чехлик. В процессе про-

растания зародыша и в дальнейшем в меристеме корешка все время происходит деление клеток. В цилиндрическом отрезке корешка клетки заметно растут в длину и начинается формирование проводящих тканей. Здесь на поперечных и продольных срезах хорошо заметен центральный тяж — прокамбий, из мелких богатых протоплазмой паренхимных клеток. Эти клетки образуют первые прото-

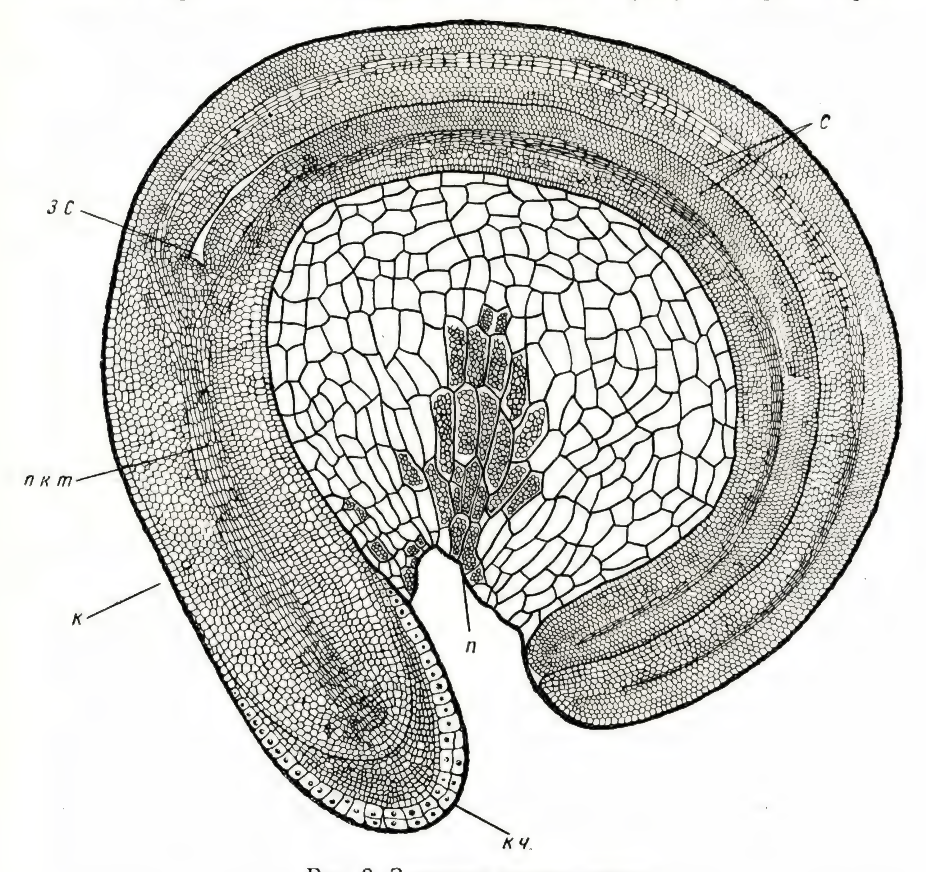


Рис. 8. Зародыш семени свеклы:
п — перисперм; *к* — корешок; *к. ч.* — корневой чехлик; *с* — семядоли; *п. к. т.* — прокамбиальный тяж; *з. с.* — зачаток стебля

ксилемные и протофлоэмные элементы проводящего пучка. Вокруг прокамбия размещаются клетки основной меристемы — будущая первичная кора, снаружи корешка — дерматоген, оформляющийся в эпиблему. Прокамбий в виде срединного тяжа проходит вдоль зародышевого корешка и, разветвляясь на две ветви, переходит в прокамбиальные тяжи семядолей. Прокамбиальные тяжи в прорастающем зародыше — это начало образования единой проводящей системы, связывающей корень проростка с зародышевыми листьями.

Зародышевый корешок как эмбриональное меристематическое образование при прорастании весьма чувствительно реагирует на внешние условия. При благоприятных температурных условиях и влажности почвы в меристеме корешка происходит интенсивное деление и рост клеток, что благоприятствует росту зародыша.

Как показывают исследования А. А. Табенцкого и Т. А. Филатовой (Табенцкий, 1940), в структуре семядолей, несмотря на их еще эмбриональный характер, заметна дифференцировка мезофилла на палисадную и губчатую паренхиму, намечается строение настоящего фотосинтезирующего листа.



Рис. 9. Часть проростка. В основании семядолей видны два бугорка — зачатки первой пары розеточных листьев. Между ними куполообразный меристематический бугорок — верхушка стебля

В процессе формирования зародыша в основании семядолей образуется куполообразный меристематический бугорок (рис. 8, *з. с.*), верхушка стеблевой части зародыша. При прорастании зародыша на его верхушке образуются два меристематических выроста — зачатки двух первых розеточных листьев (рис. 9). Этот центральный бугорок дает также начало облиствленному побегу на втором году вегетации свеклы, или в зависимости от стадийного развития меристематический бугорок в проростке может дать цветоносный побег уже на первом году вегетации. Отклонением от двулетнего цикла развития является возникновение растений-«упрямцев», у которых процесс перехода верхушечного бугорка к генеративному развитию заторможен. У семян, прошедших яровизацию, зародыш легко и быстро окрашивается фенол-ротом в красный цвет, что является хорошим приемом распознавания яровизированных зародышей (Филатова, 1938).

По длительности стадий развития В. Т. Красочкин (1960) установил шесть основных групп. Анатомическое изучение этих групп показало, что физиологические процессы, свойственные каждой стадии развития, вызывают морфологические изменения в точках роста.

В центральной части семени находится перисперм. Перисперм образуется из разрастающегося нуцеллюса, который в семенах свеклы вытесняет эндосперм, сохраняющийся лишь на кончике корешка. Клетки перисперма заполнены сложными крахмальными зернами овальной формы. При раздавливании такие зерна распадаются

на мелкие зернышки величиной от 2 до 3 *мк*. Благодаря крахмалу на разрезах перисперм имеет мучнистую структуру.

Семя покрыто двумя семенными оболочками. Наружная оболочка двуслойная темно-вишневого цвета. Верхний слой ее клеток содержит танин. Благодаря кутикуле наружная оболочка имеет гладкую поверхность с характерным блеском. Больные, плохо развитые семена теряют блеск. Наружная оболочка хрупкая, она легко разрывается на куски, обнажая внутреннюю семенную оболочку светло-кремового цвета. Внутренняя семенная оболочка, прилегающая к зародышу, также имеет кутикулу, благодаря чему зародыш не срастается с семенными оболочками и легко освобождается из семени при прорастании.

При прорастании зародыша первым трогается в рост зародышевый корешок. По мере деления клеток и их роста корешок своей верхушкой приподнимает крышечку плода, и сам выдвигается наружу, за его пределы. Семядоли зародыша остаются еще некоторое время в плоде.

Зародышевый корешок при прорастании попадает в другую среду. Влажность, температура почвы, условия почвенного питания и другие факторы сразу сказываются на ростовых процессах, протекающих в зародышевом корешке; от них зависит более или менее энергичное продвижение его в почву.

Первые фазы прорастания зародыша, до выхода его стеблевой части на поверхность, протекают в почве. Этот скрытый период развития весьма ответствен, поскольку зародыш в этот период теряет связь с семенем и рост его совершается уже только за счет питательных веществ, накопленных в его клетках. Благодаря росту гипокотиля осевая часть зародыша удлиняется полярно. Один полюс — это меристематическая верхушка уходящего в глубь почвы корешка. Другой полюс — верхушка растущего вверх гипокотиля, выносящая на поверхность первые листовые, фотосинтезирующие органы — семядоли. В семядолях видимые ростовые процессы начинаются одновременно с началом роста гипокотиля. В связи с ростом зародышевого корешка, гипокотиля и семядолей происходит общее увеличение тела зародыша, он полностью освобождается из плода и превращается в проросток.

ПРОРОСТОК

Проросток свеклы — это молодое растеньице, развившееся непосредственно из зародыша, способное к самостоятельному почвенному питанию через корень и воздушно-световому — через семядоли. Этому состоянию соответствует фаза «вилочки». В этой фазе уже полностью, анатомически и физиологически, оформлены первые вегетативные органы проростка: главный корень, начинающий развивать первые боковые корешки, и зеленые семядоли — первые, полностью сформированные фотосинтезирующие органы. В теле

проростка уже оформлены проводящие ткани — органы передвижения питательных веществ из корня в листья и из листьев в корень.

Изучение проростка в фазе «вилочки» с анатомо-биологической стороны необходимо для понимания дальнейших изменений анатомии корня и гипокотиля, поскольку в процессе этих изменений формируется тело корнеплода.

Семядоли проростка имеют продолговато-эллиптическую форму с тупой верхушкой и основанием, суживающимся в короткий черешок. Средняя длина 2—2,5 *см*, ширина 5—7 *мм*, толщина 0,8—1 *мм*. В черешках семядолей проходит хорошо развитый проводящий пучок, вступающий в листовую пластинку; с ним связана система мелкого жилкования. Семядоли, как и последующие листья розетки, покрыты эпидермисом. Клетки эпидермиса полигональной формы с несколько извилистыми стенками. В нижнем эпидермисе на 1 $мм^2$ приходится 50—60 устьиц, в верхнем — 35—45. Устьица семядолей имеют то же строение, что и устьица розеточных листьев, но несколько больше их по величине. В эпидермисе сильно развита кутикула. Семядоли функционируют до тех пор, пока не разовьются последующие 6—8 листьев розетки; после этого они довольно быстро засыхают.

В практике свекловодства утвердилось неправильное представление о семядолях. Почему-то за настоящие листья считают лишь розеточные листья и им уделяют должное внимание. Между тем семядоли — первые фотосинтезирующие органы растения — играют исключительно важную роль в жизнедеятельности свекловичного растения и в общем балансе урожая. Поэтому необходимо тщательно охранять семядоли от поломки и повреждения вредителями. Первые розеточные листья развиваются в плоскости, перпендикулярной к плоскости семядолей, из двух сближенных меристематических бугорков в основание семядолей (рис. 9). Последующие 8—10 розеточных листьев возникают через каждые 2—2,5 дня также парами. Однако в действительности листья возникают на головке эпикотиля не парами, а по спирали, согласно формуле листообразования 5/13.

Гипокотиль и корень проростка составляют общее осевое тело и переходят один в другой. Отличить гипокотиль от корня в фазе вилочки очень легко, особенно в тех случаях, когда гипокотиль в месте перехода в корень несколько суживается или отличается розовой, красной, желтой окраской от корня проростка, имеющего зеленовато-белый цвет. Кроме того, кожица на гипокотиле, как регулирующая газообмен и транспирацию, имеет устьица, а в кожице корня устьица отсутствуют. Гипокотиль покрыт тонкой кутикулой, которой нет на корне. Клоз и Дангард (Clos, 1849; Danggard, 1889) рассматривают гипокотиль как переходную зону между корнем и семядолями. А. А. Табенцким и А. Н. Юрловой (неопубликованные данные) разработан метод, позволяющий отличить гипокотиль с помощью марганцовокислого калия.

Окраска, «цветность» гипокотиля — один из важных признаков при установлении подлинности сортового материала. А. А. Табенцким показано, что антоциановая окраска не всегда типична именно для сортов сахарной свеклы. В то же время у сортов сахарной свеклы не бывает желтых и оранжевых тонов в окраске гипокотиля, свойственных кормовым сортам. Изучение окраски гипокотиля необходимо сочетать с исследованием топографии пигмента на поперечном разрезе. У сахарной свеклы пигмент находится только в клетках первичной коры проростка.

Проросток свеклы в фазе вилочки имеет, так называемое, первичное строение корня и гипокотиля. С появлением первых двух розеточных листьев в корне и гипокотиле происходят изменения в анатомии, регистрируемые как вторичные. При наличии 4—6 листьев в розетке можно видеть новые изменения в строении осевых органов, названные нами третичными, с которыми уже связано начало заметного утолщения корня и образования корнеплода.

В онтогенезе осевых органов важно уделять внимание динамике анатомического строения, поскольку различиями в динамике в первую очередь и обусловлены характерные черты строения, присущие тому или другому типу или сорту свеклы.

КОРЕНЬ

ПЕРВИЧНОЕ И ВТОРИЧНОЕ СТРОЕНИЕ ОСЕВЫХ ОРГАНОВ СВЕКЛЫ

Первичное строение свекловичного корня впервые описал Ван Тигем (Van Tieghem, 1870—1871). Он приводит свеклу как пример растения, у которого сосудистый пучок в главном корне имеет нормальное строение двурадиального или двулучевого типа. Так же описывают строение главного корня свеклы Де Фриз, Зелигер и Артшвагер (De Vries, 1879; Seeliger, 1902, 1902a; Artschwager, 1926).

Все эти данные согласуются с результатами исследований А. А. Табенцкого, на основании которых можно дать описание первичного и вторичного строения корня и гипокотиля.

На поперечных разрезах через эти осевые части в первичном строении выделяются следующие комплексы тканей: 1) центральный цилиндр, 2) первичная кора, 3) кожица на корне и гипокотиле. В состав центрального цилиндра входят проводящий сосудистый пучок, занимающий в корне и гипокотиле осевое положение, и однорядный слой клеток перицикла, окружающий проводящий пучок.

Проводящий пучок построен по такому типу: по диаметру пучка располагается ряд сосудов, составляющих первичную ксилему, с каждой стороны ксилемы находятся участки первичной флоэмы, имеющие полулунную форму. Участки флоэмы отделены от ксилемы прослойками паренхимной ткани (рис. 10). Первичная ксилема, как водоносная ткань, состоит из протоксилемных элементов — спиральных и кольчатых сосудов, и метаксилемы — пористых и сетчатых сосудов. В случае трехсемядольных проростков встречается

трехлучевая, а в боковых корнях даже четырехлучевая ксилема. В полулунных участках флоэмы проходят ситовидные трубки, по которым совершается отток пластических веществ из семядолей и розеточных листьев. Рядом с ситовидными трубками имеются сопровождающие клетки, а также флоэмная паренхима, примыкающая к перициклу. Онтогенезу флоэмы в корнях сахарной свеклы

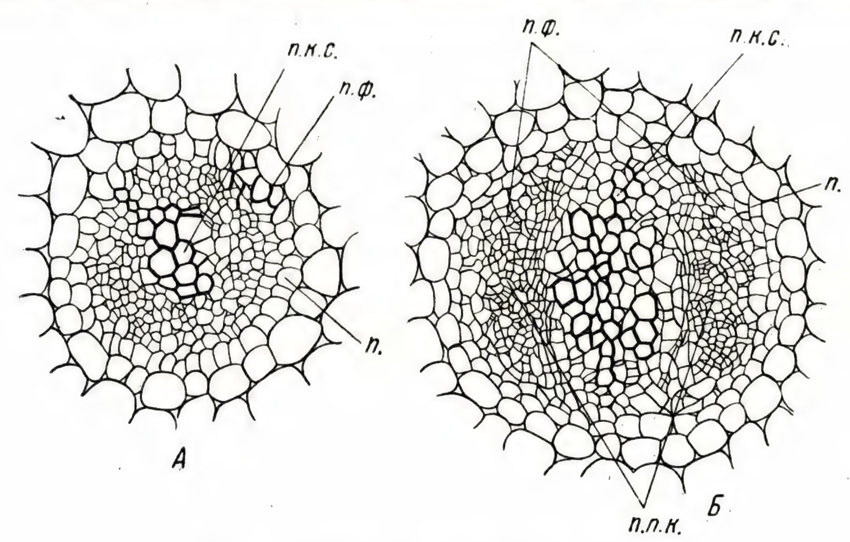


Рис. 10. Первичное строение корня свеклы:
А — до заложения камбия; *Б* — первичный камбий закладывается между первичной ксилемой и первичной флоэмой в виде двух тангентальных полосок, упирающихся концами в кольцо перицикла:
п. к. с. — первичная ксилема; *п. ф.* — первичная флоэма; *п* — перицикл; *п. п. к.* — полоски первичного камбия

посвящена специальная работа Исо (Esau, 1934). Двулучевое строение пучка характерно не только для собственно корня, но и для гипокотиля, для его нижней половины, что дает право считать гипокотиль образованием с типичной корневой природой проводящего пучка.

Проводящий пучок в осевых органах окружен перициклом. Перицикл и в корне проростка, и в нижней части гипокотиля представляет собой однорядный слой живых клеток, способных в дальнейшем к интенсивному делению. По этому признаку перицикл выступает как образовательная ткань, играющая весьма важную роль в дальнейшем утолщении главного корня, в образовании боковых корней и феллогена проростка.

Снаружи центральный цилиндр охвачен, как чехлом, первичной корой. Первичная кора включает: а) эндодерму — однорядный слой клеток, б) паренхиму коры из 4—7 слоев сравнительно крупных, тонкостенных и живых клеток, в) экзодерму.

Как показал Плант (Plant, 1910), в разных участках корня и гипокотиля эндодерма имеет разное строение. У верхушки корня эндодерма мало отличается от обычных паренхимных клеток — это первичная эндодерма. На некотором расстоянии от верхушки корня в эндодерме видны уже пятна Каспари — пояски опробковения на радиальных стенках клеток. Это — вторичная эндодерма. Ближе к основанию собственно корня и в нижней части гипокотиля все стенки клеток эндодермы опробковевают целиком—это третичная эндодерма. В гипокотиле, ближе к семядолям, в эндодерме имеются пятна Каспари, выше клетки теряют способность к опробковению. Некоторые исследователи считали, что наличие третичной эндодермы предохраняет корень от корнееда.

Роль первичной коры у свекловичных проростков своеобразна. Крупные клетки ее паренхимы наполнены клеточным соком, в составе которого содержится сахар в форме моносахаров (De Vries, 1879). Имеются указания на наличие жировых капель и крахмала (Копыл-Гомоляко, 1933; Филатова, 1934). Таким образом, массивная кора является запасающей тканью, вынесенной в наружную часть корня, в то время как его центральная часть занята проводящими элементами. Вместе с тем, кора играет и защитную роль и представляет собой чехол, состоящий из тургесцентных клеток с большим водянистым содержимым. Как один из важных признаков галофильности маревых, в том числе и свеклы, следует отметить, что клетки первичной коры крупнее, чем клетки центрального цилиндра, и что толщина первичной коры значительно больше диаметра цилиндра (Шилкина, 1953).

Экзодерму составляют 1—2 слоя клеток под кожицей. Клетки экзодермы при отмирании кожицы опробковевают, и экзодерма становится защитной тканью. Однако во многих случаях до этого дело не доходит, поскольку еще раньше вся первичная кора сбрасывается.

Ткань, покрывающая все тело проростка, — это кожица, возникающая из дерматогена. Кожица покрывает семядоли, гипокотиль и корень. На стеблевых органах кожица (эпидермис) плотнее, чем на корне, и, как было уже отмечено, покрыта кутикулой и несет устьица. Кожица на корне (эпиблема) на некотором расстоянии от верхушки корня образует корневые волоски (Plant, 1910). Эпиблема является не только всасывающей тканью, но и органом, через который осуществляются корневые выделения.

Вскоре после появления семядолей над поверхностью почвы клетки перицикла образуют боковые корни в плоскости расположения первичной ксилемы. Клетки перицикла, делясь, выпячивают в этом месте эндодерму и оформляются в меристематическую верхушку бокового корня. Растущий боковой корень надавливает на клетки первичной коры, раздвигает их, выделяет различные ферменты, под действием которых растворяются оболочки и содержимое клеток коры, благодаря чему корень продвигается наружу. Боковые корни, возникающие из перицикла, мы называем первичны-

ми, в отличие от вторичных, образующихся уже в процессе роста корнеплода (Табенцкий, 1940).

По данным П. А. Сирыка (1952), первый ярус боковых первичных корней нарастает в плоскости вилочки, составляя около 36% всей корневой системы. Корневая система первого яруса нарастает в начале образования первой пары розеточных листьев и до появления 10-го листа.

Вторичные изменения в свекловичном проростке связаны с деятельностью камбия. Известно, что образование листьев стимулирует камбиальную деятельность осевых органов. Каждый возникающий новый лист влечет за собой образование новых проводящих элементов (Jost, 1893; Flot, 1905; Александров, 1928). В свекловичном проростке с началом развития первых двух розеточных листьев образуется камбий. Камбий возникает в паренхимных прослойках между первичной ксилемой и участками первичной флоэмы в виде двух дуг. Каждая дуга камбия смыкается своими концами с двумя-тремя клетками перицикла; эти клетки являются как бы перемычками, связывающими обе камбиальные дуги в кольцо (рис. 10, *Б*). Каждая дуга камбия с той и другой стороны первичной ксилемы образует вторичную ксилему и вторичную флоэму. Клетки камбия делятся радиально и тангентально, в силу чего увеличивается длина дуги, и дуга отодвигается. По мере отодвигания камбиальной дуги внутрь наращиваются элементы вторичной ксилемы, а наружу — элементы вторичной флоэмы. Вторичную ксилему образуют пористые сосуды и между ними клетки ксилемной паренхимы, а иногда и толстостенные волокна. Клетки ксилемной паренхимы растут в диаметре. Это приводит к раздвиганию сосудов, и вся вторичная ксилема корня постепенно приобретает (на поперечном разрезе) лучистый или звездчатый характер. Образование вторичной флоэмы (ситовидных трубок и флоэмной паренхимы) ведет к отодвиганию наружу участков первичной флоэмы. Однако последние не отодвигаются в виде сплошных участков, а рассасываются. К этому времени протофлоэмные элементы перестают функционировать.

Участки вторичной флоэмы возникают против участков вторичной ксилемы, в связи с чем образуются узкие, коллатеральные пучки, размещенные веерообразно и отделенные друг от друга радиусами ксилемной и флоэмной паренхимы. Густота этих пучков и мощность развития в них проводящих элементов различны у разных типов свеклы. За правильное радиальное расположение сосудов, ситовидных трубок, паренхимы весь этот комплекс вторичных образований получил название звездочки. Звездочка хорошо видна простым глазом на поперечном разрезе не только в молодом корнеплоде, но еще более отчетливо — во взрослом благодаря увеличению числа составляющих ее элементов. По данным И. А. Шилкиной (1953), звездочка состоит из листовых следов шести первых розеточных листьев и двух пучков, принадлежащих семядолям. Такой состав звездочки она отмечает как общую закономерность, характерную для всего семейства маревых.

В то время как дуги первичного камбия образуют вторичную ксилему и вторичную флоэму, клетки перицикла, замыкающие камбиальные дуги, также делятся тангентально, образуя расширяющиеся к периферии паренхимные перициклические лучи между двумя веерообразными участками вторичной ксилемы и вторичной флоэмы. В тех случаях, когда в корне имеется трехлучевой пучок, наблюдаются три расширяющихся перициклических луча. С началом деятельности первичного камбия перицикл переходит в активное состояние не только в участках смыкания дуг камбия, но и по всему кольцу. В силу этого под эндодермой вместо однослойного перицикла возникает несколько слоев клеток кольцевой, перициклической паренхимы. Возникшая кольцевая паренхима принимает участие в дальнейшем утолщении корня и гипокотиля, и в этой же ткани возникает феллоген. Феллоген образует вторичную покровную ткань, участвующую в отслоении первичной коры, и после этого играет роль наружного защитного покрова корнеплода.

С началом образования второй и еще более — третьей пары розеточных листьев в первичной коре появляются продольные трещины, которые сливаются в общие продольные разрывы коры. Причина появления первых трещин коры заключается в эндогенном заложении в перицикле боковых корней, выходящих через толщу первичной коры наружу. Однако сами по себе эти прорывы коры еще недостаточны для того, чтобы вызвать ее полный разрыв и сбрасывание. Причиной дальнейших разрывов является рост центрального цилиндра в толщину и усиленное деление клеток перицикла по всему кольцу. Клетки коры, особенно эндодермы с опробковевшими оболочками, не могут выдерживать давления со стороны цилиндра, и кора разрывается по ранее возникшим трещинам. Кроме того, возникшая под эндодермой пробковая ткань окончательно отслаивает всю первичную кору, как теряющую значение, для перешедшего в более взрослую фазу развития проростка.

Описанный процесс разрыва, отмирания и сбрасывания первичной коры мы называем «линькой» корня (Табенцкий, 1930). Линька корня — это весьма важный процесс в жизни свекловичного растения. После линьки начинает обозначаться форма будущего корнеплода, что связано с возникновением в теле корня и гипокотиля новых кольцевых меристематических зон, благодаря которым корень начинает усиленно расти в толщину. Линька корня — нормальное для свеклы явление (Turpin, 1830; Seeliger, 1902, 1902a; Никольский, 1913) (табл. 8).

Линька корня — хороший показатель срока, в который нужно проводить прореживание посевов свеклы. Если посевы не разредить вовремя, свекла начинает отставать в росте, как говорят, «стекать», черешки сильно вытягиваются, листовые пластинки замедляют рост, зеленая окраска бледнеет. Продуктивность листьев снижается, что в конечном счете отражается на росте корня и урожае.

Обеспечивая разреживанием бо́льшую площадь питания, лучшие условия освещения и другие благоприятные условия, тем самым

Таблица 8

Динамика процесса линьки корня сахарной свеклы (по Филатовой, цит. по Орловскому, 1952)

Дата	Стадия линьки	Название имеющихся пар листьев
20/V (посев)	—	—
25/V(всходы)	—	—
5/VI	Начало линьки корня	Начало развития второй пары
10/VI	Линька в корне заканчивается, начинается линька в подсемядольном колене	Вторая и третья пары
20/VI	Линька в подсемядольном колене заканчивается и наблюдаются уже обрывы первичной коры в верхушечной части подсемядольного колена	Третья, четвертая, пятая и шестая пары

создают и благоприятные условия для деятельности камбиальной и перициклической тканей молодого свекловичного растения, а следовательно, для роста всего растения и роста корня в толщину. Разреживать свеклу нужно при самом начале линьки корня.

ТРЕТИЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРОЕНИИ ГЛАВНОГО КОРНЯ

Третичные изменения приводят к утолщению корня и образованию корнеплода.

Деятельное участие в этом процессе принимает не первичное камбиальное кольцо, работа которого постепенно затухает, а многократно возникающие в паренхиме перицикла новые камбиальные дуги (Табенцкий, 1940). Разные авторы называют их по-разному: «сверхкомплектными», «добавочными», «аномальными». В отличие от них, первым дугам камбия, о которых только что говорилось, мы даем название первичного камбия.

В корнеплоде свеклы на поперечных разрезах хорошо заметна типичная концентрически-зональная структура (рис. 11). Начиная от звездочки и до периферии корня, чередуются зоны колец сосудистых пучков с зонами межкольцевой паренхимной ткани. В центре корня кольца пучков, зоны паренхимы и сами пучки, как ранее возникшие, развиты лучше. По направлению к периферии зоны паренхимы и кольца пучков становятся у́же. В периферической зоне корнеплода сосудистые пучки находятся в зачаточном, меристематическом, прокамбиальном состоянии и образуют кольца в виде тонких контуров. Снаружи корнеплод покрыт несколькими слоями опробковевших клеток. Эта концентрически-зональная структура,

т. е. чередование колец пучков и паренхимы, и является характерной чертой строения корнеплода сахарной свеклы.

Таким образом, в процессе образования корнеплода вслед за вторичными изменениями возникает новый механизм утолщения, который мы называем третичными изменениями, или вставочным ростом корнеплода.



Рис. 11. Поперечный разрез через корнеплод в плоскости перехода шейки в собственно корневую часть:
з — звездочка; *к. п. п.* — кольца проводящих пучков; *м. п.* — межкольцевая паренхима; *п. т.* — пробковая ткань

Механизмом утолщения интересовались многие исследователи. Дютроше (Dutroschet) уже в 1837 г. обнаружил, что в утолщении корня свеклы принимает участие несколько слоев камбия. Д. А. Бари (1880) указывал, что утолщение корня свеклы происходит благодаря последовательному образованию новых камбиальных колец. Первоначальные кольца пучков, по его мнению, закладываются в паренхиме, окружающей первичный луб. Эта паренхима может образоваться или из феллогена, или вследствие разрастания паренхиматических элементов первичного луба. Ван Тигем (Van Tieghem. 1870—1871) считает, что образование меристемы колец происходит на наружной стороне первичного луба — в перицикле. По Дройзену (Droysen, 1877), только перидерма берет начало в перицикле, в то время как древесно-лубяные кольца, напротив, возникают во вторичном лубе. Бонье (Bonnier, Sablon, 1901) пишет, что кольца пучков как аномальные образования возникают сначала из перицикла, затем из феллодермы. Зеелигер (Seeliger, 1902, 1902a) полагает, что первоначальные кольца пучков возникают в паренхиме

первичного луба, в «собственно корне». В гипокотиле они могут возникать или только из перицикла (в верхней части гипокотиля), или из перицикла и паренхимы первичного луба (в нижней части гипокотиля). Подобные представления и взгляды на процесс образования колец пучков мы встречаем у Страсбургера, Бородина и других ботаников, основывавшихся главным образом на исследованиях Ван Тигема, Моро и др. Некоторые авторы (Sanio, 1860; Арциховский, 1928) сближают строение осевых органов растений из семейства маревых со строением некоторых однодольных.

Особенно следует отметить оригинальные исследования акад. Е. Ф. Вотчала (1935). Он считает, что тело корнеплода разрастается одновременно двумя путями: около периферии и по всей его массе. По типу камбия клетки размножаются только около периферии. Под тонкой периферической пробкой лежит генеративный слой. К периферии этот слой образует новые пробковые клетки на смену старым, которые быстро разрываются от разрастания корня. К центру генеративный слой образует массу паренхимной ткани по типу феллодермы. Паренхима эта составляет всю массу вторичного прироста корня. После образования вторичной основной паренхимы в ней из коротких веретеновидных клеток начинает образовываться сетка тяжей прокамбиального типа. Е. Ф. Вотчал назвал эти ткани вторичным прокамбием. Из вторичных прокамбиальных пучков образуются проводящие пучки по обычному типу дифференцировки прокамбия. Однако пучки разрастаются не по обычному камбиальному типу, а за счет больших запасов прокамбиальных клеток.

Механизм развития проводящей системы в корнях свеклы представляет и теоретический, и практический интерес. В первую очередь следует рассмотреть вопрос о том, в какой ткани возникают кольца сосудистых пучков.

Независимо от того, имеем ли мы дело с молодым корнем свеклы или со взрослым, для закладки нового $n+1$ кольца необходимо присутствие соответствующей исходной ткани, в которой этот процесс мог бы осуществиться. Различные исследователи, как мы видели выше, называют в этом случае разные исходные ткани: паренхиму вторичного или первичного луба, перицикл и даже феллодерму. Действительно, при заложении первоначального кольца пучков трудно определить, в какой из этих паренхимных тканей оно возникает, поскольку все они топографически сближены и по характеру клеток однотипны. Однако суть процесса не в названии исходной ткани, а в том, что в результате деления клеток паренхимы вторичного или первичного луба, или перицикла, или феллодермы под эндодермой возникает прослойка новой паренхимы с новыми физиологическими свойствами. Именно эта прослойка приобретает характер новой эмбриональной ткани. Принимая во внимание происхождение и интегральный характер этой паренхимной прослойки, мы даем ей название «лубо-перициклической» паренхимы или «периферической эмбриональной зоны». Действительно, эта зона всегда возникает и остается на периферии корня (рис. 12).

Лубо-перициклическую зону можно уподобить тканям каллюса. Ткани каллюса, как известно, могут под воздействием того или иного раздражителя переходить в меристематическое состояние. Тогда они становятся не только источником новообразований, но и источником питания новых тканей, пока они не включатся в общую проводящую систему растения.

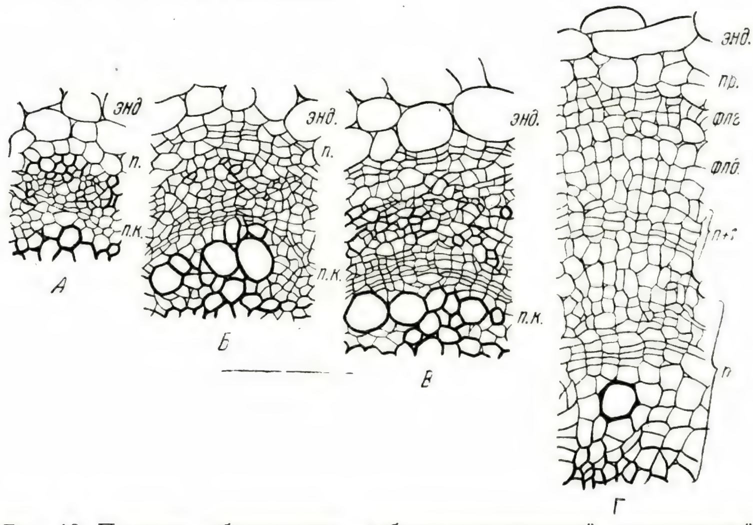


Рис. 12. Процесс образования лубо-перициклической паренхимной зоны:

А — закладка первичного камбия между первичной ксилемой и первичной флоэмой; *Б* — деление клеток паренхимы в зоне первичной флоэмы; *В* — образование лубо-перициклической паренхимной зоны в результате деления клеток перицикла и паренхимы первичной флоэмы; *Г* — дифференцировка проводящих элементов и заложение нового кольца во флоэмной паренхиме предыдущего кольца; образование феллогена и первого слоя пробковых клеток (под эндодермой):

энд. — эндодерма; *п* — перицикл; *п. к.* — первичный камбий; *пр.* — пробка; *флг.*— феллоген; *флд.* — феллодерма; *п* — дифференцировка проводящих элементов в кольце (n); заложение нового кольца (п+1) в лубяной паренхиме предыдущего кольца

У свеклы источником импульсов для возникновения первого кольца сосудистых пучков в корне, по всей вероятности, является флоэма звездочки, по которой идет отток пластических и других веществ из связанных с нею листьев. Эти вещества не только опускаются сверху вниз, но и распространяются в горизонтальном направлении, поступая в клетки соседней паренхимной ткани. Лубо-перициклическая паренхима является как раз ближайшей к флоэме тканью, и ее жизнедеятельность, бесспорно, зависит от притока веществ из флоэмной части звездочки. При таком положении можно заранее сказать, что образование первого меристематического кольца в третичном строении корня должно иметь место именно в лубо-перициклической паренхиме, и притом в ближайшем соседстве с флоэмой звездочки (рис. 12).

Поскольку участки флоэмы имеют снаружи полулунные контуры, иррадиация веществ из флоэмных участков в лубо-перициклическую паренхиму, очевидно, будет ограничена в первую очередь секторами этих участков. Это должно привести к тому, что на начальных фазах третичного строения кольца пучков будут закладываться не в виде полных меристематических колец, а лишь в виде меристематических дуг, с двух противоположных сторон. Это мы и наблюдаем в действительности (рис. 13).

Если на срезе корня, изображенном на рис. 13, провести мысленно две линии: *а—б,* пересекающую поперечный срез корня в плоскости первичной ксилемы, и *в—г* — в плоскости, перпендикулярной первой, то оказывается, что наиболее развитые пучки в дуге, ближайшей к звездочке, располагаются по линии *в—г,* в то время как по ходу линии *а—б* дуга находится еще в меристематическом состоянии. На рисунке видно также, что образование колец пучков происходит путем заложения меристематических дуг, причем начинается от середины участка дуги и распространяется в стороны перициклических паренхимных лучей.

Развитие дуг происходит с обеих сторон корня, в результате дуги сталкиваются концами и сливаются в общее кольцо, однако сосудистые пучки в таком кольце не одинаковы по состоянию развития. Очевидно, пучки, которые возникают по линии *в—г,* всегда будут более старыми, а пучки в области перициклических лучей — более молодыми.

Развитие меристематических дуг в корне свеклы идет приблизительно по такой схеме: когда самая молодая периферическая дуга (n+3) находится в стадии деления инициальных клеток, предыдущая дуга (n+2) уже достигает стадии тангентальных делений и дифференцировки дуговой меристемы; дуга (n+1) в это время находится в фазе образования первых проводящих элементов пучков. При этом существует определенная закономерность: каждая новая дуга, а следовательно, и новое кольцо пучков являются ближайшими потомками предыдущего кольца.

Лубо-перициклическую паренхиму мы называем периферической эмбриональной зоной. К этому имеются все основания. В самом деле, как только в лубо-перициклической паренхиме в виде интеркалярной меристемы закладывается меристематическая дуга, лубо-перициклическая паренхима тем самым как бы рассекается на две части: внутреннюю и наружную. Дальнейшее поведение этих частей совершенно различно, что существенно важно в механизме образования корнеплода.

Паренхимные клетки внутренней части лубо-перициклической зоны в силу отодвигания дуги наружу, к периферии, получают возможность значительно расти и превращаются в запасающую паренхиму; клетки наружной части в силу того же отодвигания дуги должны, наоборот, интенсивно делиться, чтобы эта зона могла следовать за общим утолщением корня.

В результате интенсивного деления клеток наружная часть лубо-перициклической паренхимы становится снова тканью с клетками эмбрионального характера. Эту наружную часть уже нельзя назвать лубо-перициклической, поскольку она давно потеряла свой первоначальный характер: здесь нет ни первоначального луба, ни

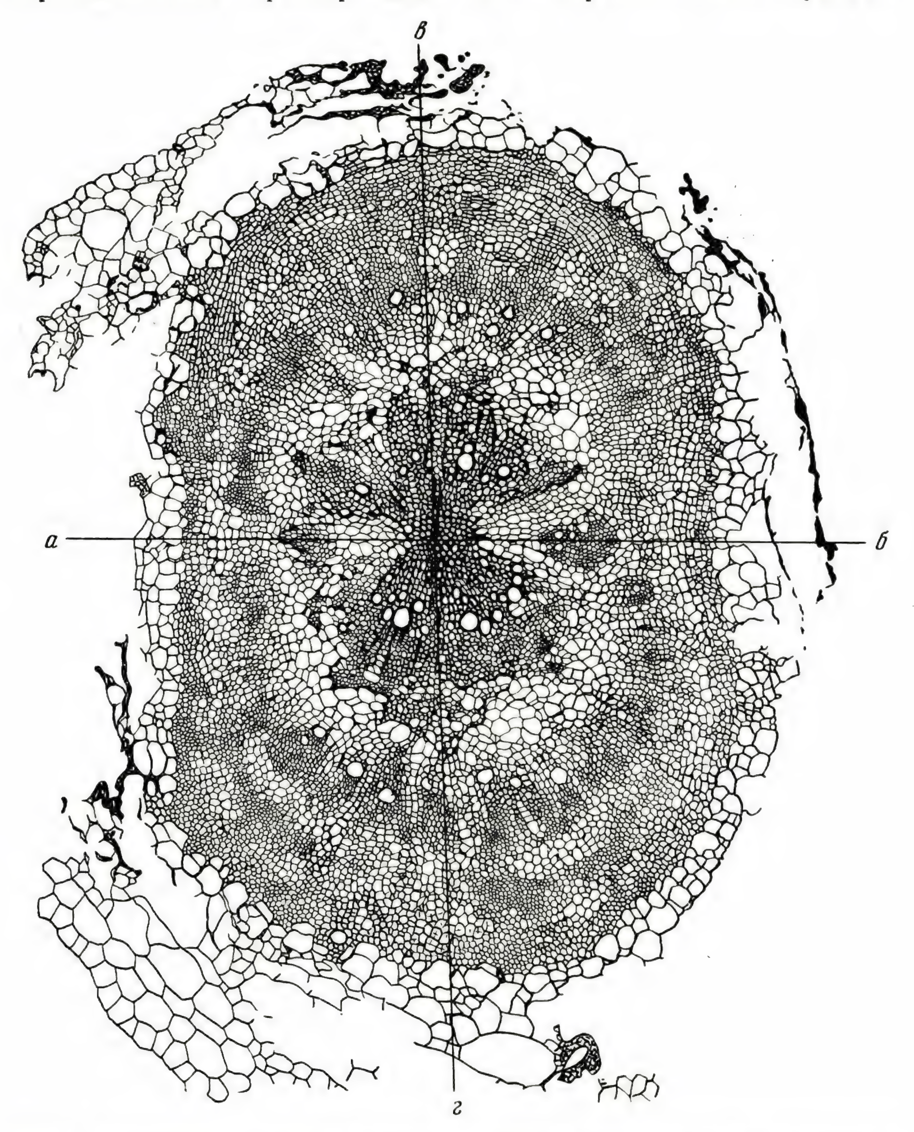


Рис. 13. Заложение проводящей системы в корне свеклы в виде дуг сосудистых пучков:

а — б — линия, пересекающая поперечный срез корня в плоскости первичной ксилемы; *в—г* — линия, пересекающая поперечный срез в плоскости, перпендикулярной *а — б*

первоначального перицикла. Поэтому, исходя из топографии этой части и характера клеток, ее нужно называть, по существу, периферической эмбриональной зоной. В этой зоне под влиянием флоэмы предыдущего кольца будет закладываться новая меристематическая «дуга», которая как интеркалярная меристема снова рассечет эту периферическую ткань на внутреннюю и наружную зоны. Подобный процесс происходит при образовании последующего кольца пучков, и каждый раз на периферии предыдущего кольца возникает зона клеток, имеющих эмбриональный характер. Таким образом, на периферии корнеплода свеклы, под пробковым слоем, имеется ткань, находящаяся в эмбриональном, жизнедеятельном состоянии, которая при благоприятных условиях, при образовании новых листьев, может стать источником нового кольца пучков и новой запасающей ткани — паренхимы.

В этом заключается одна из важных и характерных биологических особенностей механизма утолщения корня свеклы и его длительного роста в толщину.

Как было отмечено, выше, Бонье, Де Фриз, Зеелигер и другие исследователи считают, что в корне свеклы камбиальные кольца— это сплошные кольца меристематической ткани. Акад. Е. Ф. Вотчал совершенно правильно отрицает образование кольца пучков за счет сплошного камбия. По его мнению, в корне свеклы возникают кольца прокамбиальных пучков, и образование из них сосудистых пучков идет по обычному типу закрытых пучков. Представления Е. Ф. Вотчала о прокамбиальных пучках полностью подтверждают данные наших исследований, показывающие несостоятельность взглядов на образование колец сосудистых пучков за счет деятельности сплошных камбиев. Однако не следует отрицать наличие камбиальной деятельности в самом сосудистом пучке.

Как показывают наши исследования (А. А. Табенцкий, 1940), образование меристематических дуг — это ничто иное, как образование дуг сближенных прокамбиальных пучков. Наблюдение удобнее всего вести на поперечных разрезах корня, когда возникает новая дуга прокамбиальных пучков, а предыдущие дуги переходят уже в стадию образования проводящих пучков. Можно видеть, что в одних местах дуги клетки начинают делиться быстрее. Это ведет к образованию сосудистых пучков. В промежутках между пучками клетки дуги делятся медленнее и образуют межпучковую паренхиму (рис. 14). Этот факт прерывчатости кольцевой меристемы часто упускают из виду, в то время как он принципиально важен для понимания образования кольца сосудистых пучков. Это обстоятельство надо поставить в связь с переходом дуги из прокамбиального состояния в кольцо открытых пучков, в которых хорошо обозначается полоска камбия. В некоторых случаях прокамбиальные пучки резко обособлены и разделены паренхимой и, наоборот, имеются типы свеклы с весьма сильно развитой прокамбиальной системой в корне, в этих случаях пучки сближены между собой настолько, что в дальнейшем все кольцо производит впечатление дре-

весно-лубяного кольца со сплошной камбиальной деятельностью (рис. 15).

Пучки в корне свеклы открытые. Их своеобразие заключается в том, что образование новых сосудов и ситовидных трубок происходит в них не всегда сразу же после деления прокамбиальных клеток, а может иметь место спустя некоторое время после того, как камбий образовал много эмбриональных клеток.

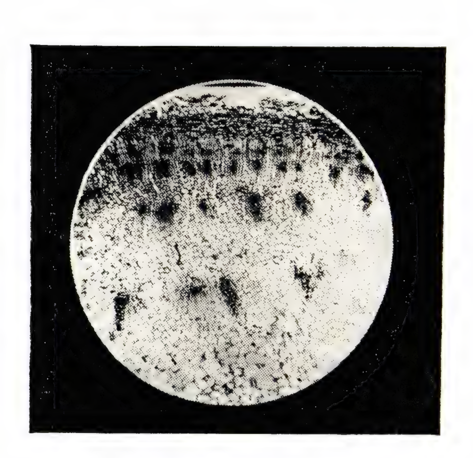


Рис. 14. Тип корнеплода с сильно развитой паренхимной тканью и менее развитой сосудистой системой:
1 — сосудистые пучки; *2* — межпучковая паренхима

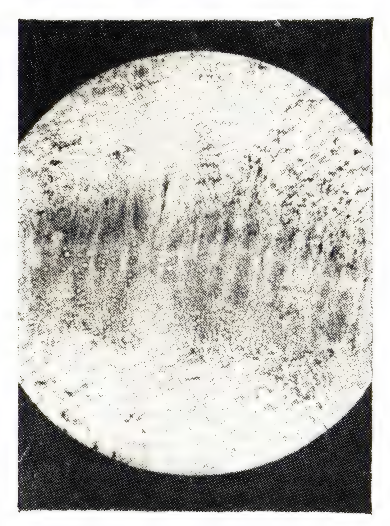


Рис. 15. Тип корнеплода с сильно развитой прокамбиальной системой, сосудистые пучки сближены

Во всех исследованных нами случаях камбиальная полоска в пучках наращивает радиальные ряды клеток, в связи с чем на поперечных разрезах дифференцированные элементы ксилемы и флоэмы расположены радиально (рис. 16).

Несмотря на открытый тип пучков, возможность утолщения их сравнительно ограничена, поскольку вслед за одним кольцом пучков возникает другой. Это обстоятельство значительно замедляет разрастание пучков в предыдущем кольце. Торможению утолщения пучков способствует также и сильное разрастание паренхимной ткани, так как пучки остаются вкрапленными в паренхиму.

Во многих руководствах пучки в корне свеклы называются сосудисто-волокнистыми пучками. Однако для такого наименования нет никакого основания, за исключением некоторых случаев. Называя пучок «волокнистым», предполагают, что в его составе имеются типичные волокна. У сахарной свеклы, как правило, таких волокон в пучках нет. Пучки в корнях свеклы несут только сосуды, ситовидные трубки и паренхимные клетки, поэтому такие пучки следует

называть просто сосудистыми или проводящими, но не сосудисто-волокнистыми. В отдельных случаях, в отдельные годы в зависимости от погодных условий, действительно, встречаются корни с толстостенными волокнистыми элементами. В корнях некоторых диких видов свеклы, например у *B. lomatogona* и *B. trigyna,* волокнистые

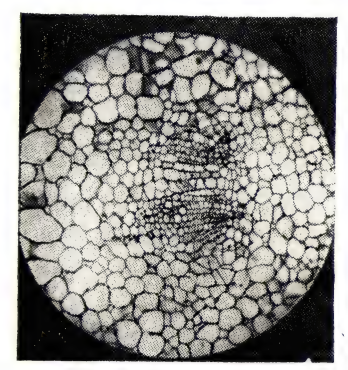


Рис. 16. Открытые сосудистые пучки в корне свеклы



Рис. 17. Сетка прокамбия, в петлях которой имеются клетки межпучковой паренхимной ткани. Тангентальный срез через кольца проводящих пучков

элементы встречаются постоянно в значительном количестве. В этих случаях не следует применять название «сосудисто-волокнистые пучки».

Прослойка паренхимы между кольцами пучков в начале образования представляет продукт деятельности меристематической дуги, а затем уже результат деления и роста самих паренхимных клеток. Таким образом, внутренние слои клеток межкольцевой паренхимы представляют собой флоэмную паренхиму, а наружные слои паренхимной прослойки — ксилемную паренхиму. Увеличение числа клеток межкольцевой паренхимы и увеличение размера клеток ведут к увеличению всей прослойки и раздвиганию колец пучков друг от друга. Этот процесс очень важен для нарастания массы корнеплода.

На тангентальных разрезах через кольца проводящие пучки видны в виде сетки, на существование которой указывал еще Шахт, видевший общие черты строения у свеклы и некоторых однодольных. Эту сетку акад. Е. Ф. Вотчал называет сеткой вторичного прокамбия. По существу, сетка прокамбия имеется у всех высших растений, у которых петли этой сетки занимают сердцевинные лучи. Особенно она заметна на тангентальных разрезах стволов древесных пород. У свеклы паренхимные лучи видны в виде паренхимы, заполняющей петли сетки пучков на тангентальных и в виде меж-

пучковой паренхимы — на поперечных срезах (рис. 17). Деятельность кольцевой меристемы имеет место не только в пучках, но и в прослойках межпучковой паренхимы; наращивание массы пучка и межпучковой паренхимы идет синхронно: путем камбиальной деятельности в пучках и не камбиального деления клеток паренхимных лучей между пучками.

Отмеченные факты очень важны для понимания анатомической структуры корнеплода. Так, если корнеплод свеклы строится по типу мелкоклетной паренхимы, то деление клеток межпучковой паренхимы будет происходить чаще, и тогда здесь сохраняется подобие камбиальной деятельности. Если же пучки строятся из мелкоклетных элементов, а между пучками находится крупноклетная паренхима, то деление клеток будет иметь не камбиальный, а случайный характер, что видно на препаратах по перегородкам клеток, возникающих в разных направлениях: в тангентальном, радиальном, косом.

Во многих литературных источниках говорится, что каждое последующее кольцо пучков в корне свеклы возникает тогда, когда предыдущее кольцо остановится в росте. Подобное представление не верно. Кольца пучков возникают последовательно, причем одновременно растет несколько колец, находящихся на разных фазах развития. Во взрослом корнеплоде, даже в самых старых кольцах пучков, рост и дифференцировка элементов пучков не прекращаются, но постепенно затухают. Это относится даже к самой центральной части корня — звездочке (Ярошевский, 1931; Табенцкий, 1940).

Итак, в основе роста корнеплода свеклы лежит суммарный процесс, состоящий из многократно возникающих отдельных процессов интеркалярного характера. Вторым важным обстоятельством, способствующим утолщению корнеплода, является высокая степень паренхиматизации межкольцевых и межпучковых тканей. Третья особенность, которая отличает корнеплод свеклы от других корнеплодных растений, — это постоянная «молодость» корня в периферической зоне. В этом отношении свекла выгодно отличается от растений с монокамбиальной деятельностью корня. Поликамбиальная деятельность дает исключительно большие возможности для роста корнеплода свеклы в толщину. Нарастание в периферии новых прокамбиальных колец дает возможность прироста корня не только на первом или втором году жизни, но и на протяжении нескольких последующих лет. В этих случаях имеет место прирост новых колец пучков связанный с образованием новых листьев в каждый последующий год.

Таким образом, в природе корнеплода свеклы заложена способность разрастаться в толщину в широких пределах. Для этого необходимы лишь благоприятные условия питания и водоснабжения растений, благодаря которым развивается большая листовая поверхность и повышается ассимиляционная деятельность. Эту способность свекловичного растения хорошо используют передовики-свекловоды, добивающиеся получения рекордных урожаев.

Во многих руководствах указывается, что корнеплод свеклы покрыт перидермой. Под словом «перидерма» понимается комплекс из феллогена и образуемых им феллодермы (внутрь) и пробки (наружу).

Согласно нашим данным, типичной перидермы в корнеплоде свеклы нет. Деятельность феллогена у свеклы отличается большим своеобразием: феллоген продуцирует наружу не типичные плоские клетки пробки, которые могли бы образовать мощную пробковую ткань, а лишь паренхимные клетки. Они быстро растут, превращаются в крупные мешковидные клетки, стенки которых опробковевают. Благодаря сильному росту корнеплода в толщину они растягиваются тангентально, сплющиваются, разрываются и слущиваются, заменяясь новыми, образованными феллогеном. Поэтому пробковая ткань свеклы не отличается большой толщиной.

КОРНЕПЛОД

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Корнеплод сахарной свеклы имеет обратно-коническую форму с куполообразной или конической головкой. Однако форма корнеплода изменяется в зависимости от агротехники и других внешних условий, особенно от влажности почвы. Н. И. Орловский (1952) указывает, что при недостаточной влажности почвы форма корнеплода бывает резко конической; при оптимальной влажности корнеплод принимает головчатую форму, а при избыточной влажности форма корнеплода приближается к овальной или шарообразной, напоминающей типичную форму кормовой или столовой свеклы.

В корнеплоде различают головку, шейку и собственно корень.

Головка — верхняя часть корнеплода, по форме коническая или куполообразная, несет листья. Шейка переходит в собственно корень, для которого характерно наличие с двух противоположных сторон продольных, вертикальных или закрученных по спирали борозд с боковыми корнями. В нижней части собственно корневая часть переходит в длинный «хвост», достигающий 2 *м* и более и играющий важную роль в водоснабжении свекловичного растения. У цилиндрических и шарообразных форм свеклы все эти части имеются, но собственно корень резко переходит в хвостовой отрезок.

Установлено, что независимо от удлинения гипокотиля при глубокой заделке семян корнеплод сохраняет свойственное данному типу свеклы соотношение между головкой, шейкой и собственно корнем. При глубокой заделке семян корневая часть корнеплода сахарной свеклы может формироваться не только за счет корня проростка, но и частично за счет гипокотиля (Кулешов и Рабинович, 1925; Агапов, 1929).

Особенности анатомического строения корней свеклы можно хорошо видеть на продольных и поперечных макросрезах (рис. 18). На продольном срезе отчетливо видна связь проводящих пучков

листьев с проводящими пучками корнеплода. Пучки из семядолей и первых розеточных листьев, как видно на рисунке, входят в состав центрального проводящего тяжа. Последующие розеточные листья, возникающие на головке корнеплода, вступают в контакт с молодыми кольцевыми пучками, которые видны в теле корнеплода в виде более тонких проводящих пучков среди паренхимной ткани. Самые молодые периферические пучки корня связаны с самыми молодыми листьями, возникающими в центре листовой розетки. На продольном разрезе помимо срединного тяжа, видны кольцевые пучки в виде тяжей, разной толщины. Число пучков различно на разных уровнях по длине корнеплода.

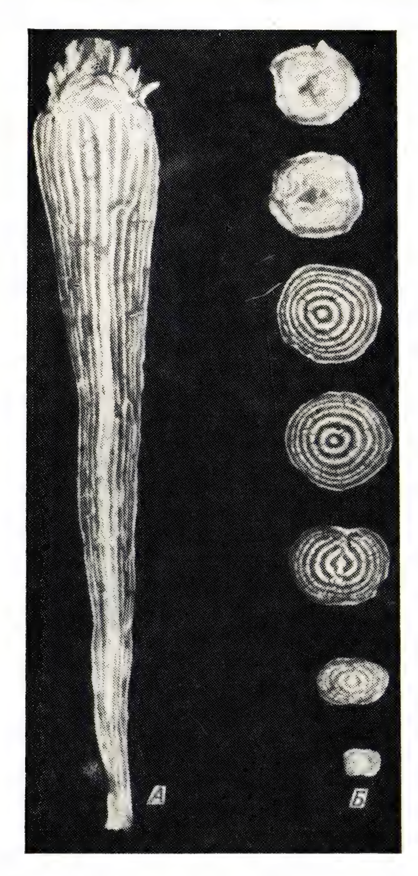


Рис. 18. Продольный (А) и поперечные (Б) срезы в области головки, шейки и собственнокорневой части корнеплода свеклы

Чтобы получить более полное представление об анатомическом строении корнеплода свеклы, необходимо продольный срез дополнить поперечными срезами в области головки, шейки и собственно корневой части (рис. 18). Описание таких срезов мы опускаем, поскольку при сопоставлении друг с другом они вполне понятны и дают представление о строении корнеплода в целом.

Центральный срединный проводящий тяж, так же как и все остальные структуры корнеплода, часто приобретает спиральную закрученность (Табенцкий, 1940) вместо правильного концентрически-зонального распределения проводящих элементов. Досталь (Dostal, 1928) рассматривает корень свеклы как тангентально поляризованный орган, спиральная структура которого образуется вследствие вращения зон нарастания. Тангентальная полярность особенно ясно выступает на продольных разрезах через отдельные последовательные кольца сосудистых пучков и заключается в косом прохождении сосудов.

Явление спиральной асимметрии в корне свеклы напоминает явление косослойности древесины в стволах деревьев. Л. А. Иванов (1935) объясняет косослойность скользящим ростом волокон в определенном направлении, т. е. врастанием концов одних клеток между другими, причем направление скошенности зависит от фор-

мы камбиальных клеток, образующих эти волокна. Возможно, что имеется нечто общее с косослойностью и спиральной асимметрией в корнях свеклы. Несколько раньше В. Г. Коваленко (1933), изучавшая вопрос о спиральной асимметрии в корнях свеклы, полученных в результате «глазкования», подтвердила, что явление полярности и усиление асимметрии чаще встречаются у поврежденных или выросших в ненормальных условиях корней. Фрон (Fron, 1898) показал, что концентрически зональное или спиральное размещение колец пучков связано с характером согнутости зародыша. У растений с кольцевым зародышем в семени наблюдается концентрическое размещение проводящих пучков в теле корнеплода.

В последнее время спиральное размещение колец пучков подробно изучает С. Е. Гомоляко (1961), которая считает, что это явление стоит в связи со спиральным листорасположением на головке корня. С. Е. Гомоляко детально исследовала головку корня и обнаружила непосредственную связь отдельных листьев свеклы с кольцами сосудистых пучков в корнях растения. Оказалось, что при переходе в зону шейки сосудистые пучки располагаются спирально, причем спираль начинается от звездочки. Ниже в зоне головки, на границе с шейкой, наблюдается переход от спирального расположения сосудистых пучков к расположению по кольцам. В описании С. Е. Гомоляко и особенно на оригинальных, хорошо выполненных фотоснимках Е. Ф. Вотчала весьма наглядно показано спиральное закручивание проводящей системы как в зоне первичного и вторичного, так и в зоне третичного роста корнеплода.

Таким образом, спиральное заложение проводящей системы, приписываемое ранее растениям из группы Spirolobeae, можно встретить и у представителей группы Cyclolobeae.

Вопрос о связи листьев с корнем и значении этой связи для роста корнеплода и накопления в нем сахара является предметом многих исследований. Штаммер (Stammer, 1874) писал, что концентрические круги пучков в корне соответствуют кругам листьев на его головке, что старым листьям соответствуют самые внутренние кольца пучков, и, наоборот, самым молодым листьям соответствуют наружные кольца корня. Если листья очень большие, то соответствующие им кольца пучков корня развиты сильнее, богаты соком, но бедны сахаром. Однако Штаммер не обратил внимание на то, что листья на головке корня располагаются не кругами, а по спирали, а сосудистые пучки в корне — кольцами, и поэтому связь между ними более сложная. В. Г. Александров в своей работе «О морфологической сущности корня свеклы» (1928) подчеркивает, что структура корня свеклы возникает под воздействием листьев и что сосудистые пучки в кольцах корней представляют собой следы листьев прикорневой розетки, а каждое кольцо проводящей ткани для каждого сорта составлено следами определенного числа листьев. По данным И. А. Шилкиной (1953), количество листьев, стимулирующих дифференциацию проводящих пучков в меристематических кольцах, различно и меняется с возрастом растения.

Чем старше растение, тем большее число листьев принимает участие в дифференциации кольца меристемы. Корреляция между числом меристематических колец в корне и количеством листьев сложнее и изменяется не только с возрастом листьев, но и с возрастом растения.

На наш взгляд, пучки в кольцах следует считать лишь результатом влияния листовых следов розеточных листьев, а не самыми следами. Листовые следы теряют свою индивидуальность тотчас же, как только они вступают из листа в головку корня, распадаясь на отдельные проводящие элементы. На макросрезах понятие «листовой след» оправдывается лишь при начале вхождения пучков из черешка листа в тело головки. Здесь действительно можно проследить более крупные и более мелкие «жилки», идущие на коротком отрезке в виде индивидуальных пучков. При этом более крупные жилки глубже проходят в тело головки и круче спускаются по направлению к шейке; боковые, мелкие жилки из черешка заходят в тело головки менеее глубоко, и чем они мельче, тем раньше спускаются вниз. Такая картина наблюдается при вступлении жилок из каждого черешка в головку.

Более близкое изучение макро- и микросрезов показывает, что по мере вхождения в глубь тела головки черешковые пучки сплетаются в более густую сетку. Хотя сильные ветви проходят заметно глубже, но и они в связи с присоединением к пучкам из ранее возникших листьев теряют свою индивидуальность. Таким образом, о листовых следах в корне как продолжении листовых следов черешков, говорить не приходится. Подтверждением этому служат оригинальные исследования акад. Е. Ф. Вотчала (1934а, 1935).

Чтобы разобрать вопрос о листовых следах в корне, Е. Ф. Вотчал инъецировал в сосудистые пучки пигменты, окрашивающие стенки сосудов. Он установил, что по вступлении в головку листовой след черешка сохраняет некоторое время свою обособленность (рис. 19). Но ниже, в пределах головки, один за другим сосуды пучка расходятся, как волоски в кисточке. Еще ниже сосуды отходят к тому или иному пучку во все кольца корня от центра до периферии. К самым периферическим, молодым кольцам они отходят позднее, чем к центру. Сначала все это происходит в пределах сектора, соответствующего прикреплению листа, но постепенно сектор расширяется, и отдельные сосуды выходят из него вбок, причем чем ниже, тем в большем числе. В конце концов уже в начале собственно корня сосуды распределяются по всему сечению корня. Метод инъекции позволил Е. Ф. Вотчалу установить, что один и тот же развитой лист имеет связь через пучки с разными зонами корня и со звездочкой. Как центральный тяж, так и кольцевые пучки корня составлены, таким образом, из сосудистых элементов разных листьев; проводящая система соседних старых листьев обслуживает только что начинающие развиваться листья, не имеющие пока развитой связи с корневой системой.

Акад. Е. Ф. Вотчал показал, что сосудистые пучки нельзя рас-

сматривать как физиологические единицы. Такими единицами являются отдельные сосуды и отдельные нити ситовидных трубок. Сосуды ксилемы и ситовидные трубки флоэмы могут распадаться на отдельные нити и объединяться в новые пучковые образования. По данным О. Г. Горбовского (1936), во всех случаях анастомозирование между пучками представляет собой переход большей или меньшей группы сосудов из состава одного пучка в состав другого. Анастомозирование в корне происходит и в тангентальном, и в радиальном направлениях. В первом случае имеет место анастомозирование межкольцевое, во втором — анастомозируют между собой пучки в одном и том же кольце.

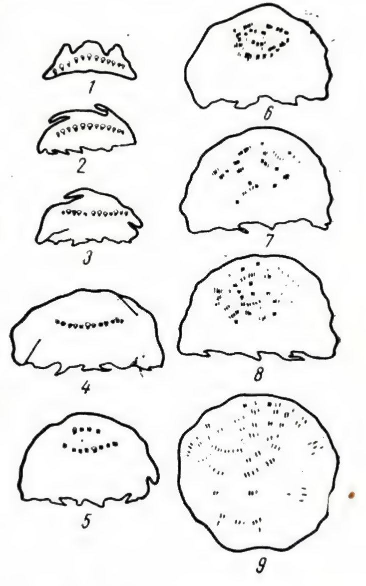


Рис. 19. Расположение проводящих пучков в черешке листа, головке и шейке корнеплода (по Вотчалу, 1934а):

1 — 5 — поперечное сечение пучков по мере приближения среза черешка к головке; *6 — 8* — расхождение сосудов пучков на поперечных срезах через головку; *9* — срез через шейку, сосуды обособлены и расположены по всему поперечному сечению корня

Весьма важен вопрос об образовании вторичных боковых корней. Обычно считают, что все боковые корни у свеклы возникают из перицикла в первичном корне. Наши исследования (Табенцкий, 1940), показывают, что помимо перициклических боковых корней у свеклы в процессе роста корнеплода возникают также боковые корни из клеток периферической эмбриональной ткани. В периферической эмбриональной зоне, под пробкой, возникают участки меристематических бугорков, которые образуют верхушечную меристему боковых корней. Эти верхушки благодаря делению клеток дают начало телу вторичного бокового корня. Дальнейший процесс, как и обычно, заключается в дифференцировке прокамбиальных элементов и анатомо-физиологическом формировании бокового корня. В то время как в периферической эмбриональной зоне возникает и растет боковой корень, в той же зоне дифференцируется новое (n+1) меристематическое кольцо, которое в дальнейшем превращается в новое кольцо проводящих пучков. Между растущим боковым корнем и новым кольцом пучков устанавливается прямая сосудистая связь. Таким образом, вторичные боковые корни, возникающие в разное время, по мере роста корнеплода могут быть связаны с разными кольцами пучков. Такой процесс образования вторичных боковых корней играет очень важную роль в питании свеклы в процессе ее вегетации, поскольку через вторичные боковые корни питание непосредственно передается в молодые наружные ткани и в старые зоны корнеплода.

ЧЕРТЫ СТРОЕНИЯ КОРНЕПЛОДА, СВЯЗАННЫЕ С ЕГО САХАРИСТОСТЬЮ

Декен (Decoisne, 1838) впервые показал, что сахаром богаты клетки, окружающие пучки и прозенхимные клетки в самих пучках. Позднее Де Фриз (De Vries, 1879, 1879a) обратил внимание на то, что особенно много сахара содержат прозенхимные клетки, расположенные вокруг пучков, и назвал эти клетки «сахарным влагалищем». Эти данные были впоследствии подтверждены многими авторами. Визнер (Wiesner, 1903) и другие исследователи стремились установить связь между анатомическим строением корнеплода и его сахаристостью. Шиндлер и Просковец (Schindler, Proskowetz, 1890) установили, что число колец пучков в корне сахарной свеклы больше, чем у кормовой, а также больше и число сосудистых пучков в кольцах. Величина клеток межкольцевой паренхимы, по их данным, для сахарной свеклы оказалась равной 72—75 *мк,* а для кормовой колебалась от 113 до 146 *мк.* Таким образом, сахарная свекла, по их данным, оказалась мелкоклетной. Мелкоклетность сахарной свеклы позднее подтвердил В. В. Колкунов (1907). Однако у некоторых сортов сахарной свеклы клетки крупные. Гешвинд (Geschwind, 1900—1901), а позднее Гофманн (Hoffmann, 1903) обнаружили, что у более сахаристых корней клетки мельче, а стенки клеток вокруг сосудистых пучков сильнее утолщены. Этот признак стали применять при отборе на сахаристость.

Пек (Pack, 1927) отмечает наличие слабой положительной корреляции между плотностью расположения сосудистых колец и сахаристостью и наличие отрицательной корреляции между весом корня и содержанием сахара. Зеелигер (Seeliger, 1902a) указывает на густоту колец как на важный показатель сахаристости. По мнению Бартоша (Bartoš, 1930), число колец пучков в корнеплоде является устойчивым селекционным признаком для отдельных рас свеклы. По Артшвагеру (Artschwager, 1926), на большое содержание сахара в корне свеклы указывают большое число колец, широкие кольца пучков, узкие прослойки межкольцевой паренхимы и большое число пучков с хорошо развитой флоэмой. Большой интерес представляют исследования В. В. Колкунова (1907), установившего связь между величиной клеток листа, сахаристостью и урожайностью свеклы. В условиях влажного года больший вес корня был у более крупноклетных растений. В сухие годы крупноклетные растения уступали по урожайности мелкоклетным.

Однако для оценки свеклы по анатомическим признакам необходимо знать не один, а комплекс ведущих признаков в динамике развития в разных условиях вегетации (Ярошевский, 1931; Орловский, 1937; Табенцкий, 1940).

Гистохимическое исследование тканей корнеплода представляет большой интерес, так как позволяет выяснить, где именно накапливаются сахар и другие вещества.

Вивиен (Vivien, цит. по Слезкину, 1908) один из первых изучал топографию сахара в корне и установил три зоны сахаристости:

1) узкие прозенхимные элементы, богатые сахаром, окружающие пучки в виде сахарного влагалища; 2) мелкоклетная непрозрачная и 3) крупноклетная прозрачная межкольцевая паренхима. Сообразно этому содержание сахара в процентах составило:

Зона сахарного влагалища	14,77
Мелкоклетная паренхима	14,30
Крупноклетная паренхима	11,62

Из этих данных совершенно ясно, что сахара больше в проводящем пучке и вокруг него и значительно меньше в крупноклетной межкольцевой паренхиме.

В 1908 г. Пекло (Peklo) впервые применил в изучении топографии сахара фенил-озазоновый метод по Зенфту. Этим путем он установил наличие сахара в ситовидных трубках, в связи с чем обратил внимание на флоэмную часть пучка. Более сахаристая свекла имела и более развитую флоэму с более развитыми ситовидными трубками.

Несмотря на последующее усовершенствование этой методики, все же фенил-озазоновый метод имеет существенные недостатки: он не учитывает малых количеств сахаров и допускает грубые ошибки при определении сахарозы. Однако как ориентировочный метод, позволяющий видеть под микроскопом топографию озазонов, он имеет и свои положительные стороны.

Обширные исследования по гистохимии сахаристости были проведены акад. Е. Ф. Вотчалом (1934, 1934б) с сотрудниками. Е. Ф. Вотчал усовершенствовал гистохимический метод и разработал методику получения срезов на замораживающем микротоме с предварительной инъекцией фенилгидразина в отрезки тканей корня.

В результате этих исследований было установлено, что колоссальное скопление сахара в паренхиматических обкладках сосудов имеет какое-то отношение к функции последних. Сахар в межкольцевой паренхиме Е. Ф. Вотчал назвал запасным, сахар же в паренхиме сосудистых пучков — функциональным. Количество запасного сахара у разных сортов сильно варьирует. Высокое содержание сахара в корнях с узкими кольцами и с малым развитием основной паренхимы Е. Ф. Вотчал объясняет обилием элементов, богатых сахаром (паренхиматические обкладки сосудов, клетки сахарных чехлов сосудистых пучков), и бедностью элементами, содержащими относительно меньше сахара (основная паренхима). Высокая сахаристость свеклы обусловлена в первую очередь большим отложением сахара в основной паренхиме.

Обширные исследования специфики накопления сахаров у различных форм и сортов свеклы были проведены А. С. Оканенко (1957). Он показал, что факторы, обусловливающие сахаристость, связаны со спецификой тех или иных тканей и клеток корня. В корнях сахарной свеклы сортов урожайного направления разница в содержании сахара в смежных зонах пучков и паренхимы во вну-

тренней части корня больше, чем в корнях сортов сахаристого направления.

Из других веществ, накапливающихся в корнях свеклы, представляет интерес отложение капелек жира и крахмала. Наличие жировых капель впервые было обнаружено С. Е. Копыл-Гомоляко (1933) в корнях культурной свеклы, а затем Т. А. Филатовой (1934) и Т. Е. Козинец (1934) в корнях диких видов свеклы. Жировые капли встречаются в проростках свеклы в клетках первичной коры и во взрослых корнях в периферической эмбриональной зоне, под пробкой, т. е. в молодых тканях. Возможно также, что жировые капли в клетках, смежных с пробковой тканью, играют какую-то роль в опробковении клеток.

Наибольшим содержанием жировых капель отличается сахарная свекла. У одного и того же сорта свеклы можно видеть корни, более богатые жировыми образованиями, и корни, бедные ими. С. Е. Копыл-Гомоляко (1933) показала, что в корнях, перезимовавших в кагатах, жировые капли постепенно чернеют, теряют свою сферическую форму. Происходит распад жировых капель. По данным Т. А. Филатовой (1934), жировые образования имеются во всех группах дикой свеклы, причем у более сахаристых форм жировых включений больше. По мере усиления деревянистости и увеличения массы кристаллов оксалата кальция в корнях дикой свеклы содержание жира снижается.

Крахмал у диких видов свеклы был найден Т. Е. Козинец (1934), в корнях культурной свеклы — С. Е. Копыл-Гомоляко (1933) и Т. А. Филатовой (1934). Содержание крахмала в корнях свеклы сильно варьирует. Встречаются корни, буквально переполненные крахмалом.

Весьма важным моментом является присутствие в корнях свеклы лейкопластов. Наличие лейкопластов определяет возможность образования крахмала в случае, если сахар будет притекать в корень особенно интенсивно. С. Е. Гомоляко (1954) установила гранулярную структуру лейкопластов, подтвердив наши данные о гранулярной природе зеленых пластид (Табенцкий, 1947, 1953).

Подвижность запасов крахмала, жировых образований, наличие лейкопластов — все это указывает на разную интенсивность обмена веществ в разных условиях и в разном возрасте свекловичного растения.

Сравнительно-анатомическое изучение корней свеклы диких видов и культурных форм представляет большой практический интерес. При подобном сравнении хорошо заметны особенности культурной свеклы, важные в производственном отношении. Культурные формы свеклы (сахарная, кормовая, столовая свекла и мангольд) отличаются высокой паренхиматизацией корнеплода, большим числом колец сосудистых пучков и большим числом пучков в кольцах.

Среди видов дикой свеклы можно встретить такие, для которых весьма типичны густое расположение колец пучков и деревяни-

стость корней. Корни *B. lomatogona* благодаря этим особенностям приобретают большую компактность и плотность. Деревянистость корней объясняется наличием в кольцах пучков групп механической (склеренхимной) ткани. Еще сильнее деревянистость выражена в корнях *B. trigyna,* у которой кольца пучков превратились в сплошные кольцевые массивы склеренхимы с вкрапленными в нее сосудами и флоэмой пучков (рис. 20).



Рис. 20. Поперечный разрез корня дикой свеклы *B. trigyna*, у которой резко выражена деревянистость тканей



Рис. 21. Корнеплоды сахарной свеклы: *А* — сахаристого направления; *Б* — урожайного направления

В отличие от двух предыдущих форм, встречаются виды (*B. macrorrhiza*), для которых характерно полное отсутствие механической ткани; корни мягкие, легко режутся. Это приближает их по анатомическому строению к корням культурной свеклы.

Весьма интересны изменения в анатомии корней одного и того же вида *B. vulgaris,* взятых из разных географических популяций: североафриканской, итальянской и западноевропейской. Т. А. Филатова (1934) установила, что у североафриканской свеклы *B. vulgaris* в корнях имеется много механической ткани, повышено содержание кристаллов оксалата кальция, но мало крахмала и жировых капель. Сахаристость при этом очень низкая: от 0,2 до 10%, а вес корня колеблется от 5 до 70 *г.* У свеклы того же вида итальянской популяции механической ткани значительно меньше, больше жировых капель, больше крахмала и меньше кристаллов оксалата кальция. Сахаристость значительно выше: от 2 до 15%, вес корня от 15 до 250 *г.* У свеклы западноевропейских популяций, при прочих бла-

гоприятных показателях, сахаристость значительно увеличена (от 10 до 20%), а вес корня достигает 750 *г*.

Корни дикой свеклы западноевропейских популяций по своей анатомии приближаются к сахарной свекле и отличаются от нее большей густотой колец, более узкими прослойками паренхимы и несколько утолщенными оболочками клеток этой ткани.

Среди форм дикой свеклы мы встречаемся с разными типами корней, с разной мощностью проводящей системы, запасающей паренхимы, механической ткани. У культурных форм улучшение наиболее интересных в производственном отношении качеств — сильное развитие тканевых комплексов, обусловливающих высокий вес корня и высокую сахаристость, достигнуто искусственным отбором.

Различия в строении корней сахарной свеклы сахаристого и урожайного направлений представляют значительный интерес.

В корнях свеклы сахаристого направления сорта Кальник (рис. 21, *А*) число колец проводящих пучков очень велико, они расположены плотно, звездочка имеет небольшой размер, клетки межкольцевой и межпучковой паренхимы мелкие, зона периферической паренхимы весьма обширна, а отношение флоэмы к ксилеме велико. У свеклы урожайного направления сорта Уладовка (рис. 21, *Б*) корни отличаются большей шириной колец пучков и межкольцевой паренхимы, большим диаметром звездочки, клеток паренхимы и т. д. (табл. 9).

Изучая особенности роста и деления клеток высокосахаристого сорта Янаш и урожайного сорта Рамонская Р 06, С. Е. Гомоляко (1957) показала, что к концу вегетации для урожайного сорта Р 06 характерен более интенсивный рост центральной зоны корня и более слабый рост периферических зон. Это указывает на скороспелость сорта. Сахаристый сорт Янаш более позднеспелый, так как центральная зона в его корнеплодах растет слабее, а периферическая — интенсивнее.

Энергичный рост корней свеклы Рамонская Р 06 происходит за счет интенсивного роста клеток паренхимы и более слабого их деления, чем вызывается крупноклетность структуры корней урожайного направления. Сахаристый сорт Янаш характеризуется мелкоклетным строением, так как клетки межкольцевой паренхимы интенсивно делятся и медленно растут.

Представляет большой интерес изучение корней свеклы с полей передовиков-свекловодов (рис. 22). Так, корень с урожайного участка (1000 *ц/га*) весил 4 *кг* и имел диаметр шейки 13,3 *см*, тогда как обычный корнеплод сорта Уладовка весит 414 *г* и имеет вдвое меньший диаметр. Число сосудистых колец оказалось у обоих представителей одинаковым — равным 9 (из них 7 были хорошо развиты). Увеличение диаметра и веса корня у корней-рекордистов произошло за счет значительного роста паренхимных зон между центральными кольцами пучков. Разрастание паренхимных зон было связано с увеличением диаметра клеток, а также с увеличением их

Таблица 9

Некоторые анатомические показатели корней культурной свеклы

Анатомические показатели		Сахарная свекла Кальник	Сахарная свекла Уладовка	Кормовая Арним	Столовая Египетская	Овощная Мангольд
Число развитых колец		10,00	9,00	5,00	6,00	7,00
Коэффициент плотности кольца		0,30	0,20	0,10	0,10	0,40
Высота колец*	1-го	40,00	43,80	53,60	47,30	39,00
	2-го	36,00	38,30	39,70	35,70	36,00
	3-го	32,30	34,40	24,10	27,40	29,90
	4-го	31,00	30,00	15,00	17,70	24,10
Отношение флоэмы к ксилеме	в 1-м кольце	0,48	0,31	0,26	0,42	0,74
	2-м »	0,48	0,38	0,35	0,46	0,75
	3-м »	0,51	0,42	0,52	0,48	0,82
	4-м »	0,48	0,47	0,74	0,60	0,97
Число пучков в поле зрения	в 1-м кольце	6,10	6,00	3,00	5,00	14,50
	2-м »	6,00	6,00	3,00	5,00	15,50
	3-м »	5,20	6,20	3,00	5,00	15,30
Ширина межкольцевой паренхимы*	от звездочки до 1-го кольца	66,00	72,50	85,90	56,40	13,30
	от 1-го до 2-го	77,10	73,10	96,00	84,00	11,60
	от 2-го до 3-го	71,20	76,30	76,50	66,70	10,10
	от 3-го до 4-го	65,70	75,80	56,70	53,90	7,70
	от 4-го до 5-го	52,70	57,00	20,90	39,00	6,30
Величина клеток паренхимы*	от звездочки до 1-го кольца	39,30	46,40	58,50	39,90	33,10
	от 1-го до 2-го	40,20	44,40	54,20	39,00	26,90
	от 2-го до 3-го	37,60	39,90	52,80	38,80	22,50
	от 3-го до 4-го	34,70	36,50	41,30	36,90	17,70
	от 4-го до 5-го	31,70	34,10	33,80	30,90	15,20

* В делениях окулярмикрометра. Для перевода измерений в микроны надо высоту колец и ширину межкольцевой паренхимы умножить на 46; величину клетки надо умножить на 3,3.

числа. Проводящие пучки в кольцах были расположены в 1,5—2 раза реже, чем у обычных корнеплодов, вследствие разрастания самих колец сосудистых пучков. Ширина колец увеличилась за счет разрастания ксилемы пучков как в центральных, так и в периферических кольцах (в 2,5—3 раза шире, чем у Уладовки); флоэма пучков оказалась слабо развитой. Пробковый слой корней-рекордистов, очевидно в связи с сильным тангентальным ростом, был развит слабее. В проводящих пучках урожайных корней вокруг сосудов можно было обнаружить, и иногда в заметном количестве, механические ткани.

Учитывая эти данные, можно сказать, что у корней-рекордистов легче всего нарастает запасающая паренхимная ткань, и это создает большую массу корня.

Представляет большой интерес также сам процесс разрастания корнеплода. Увеличение массы корнеплода при повышении урожая идет за счет прироста корнеплода не только в толщину, но и в длину. Это особенно резко проявляется на корнях из больших (1000 *ц/га* и более) урожаев. Корнеплод такой свеклы представляет громадный обратно-конический корень с постепенным утоньшением в хвостовой части.

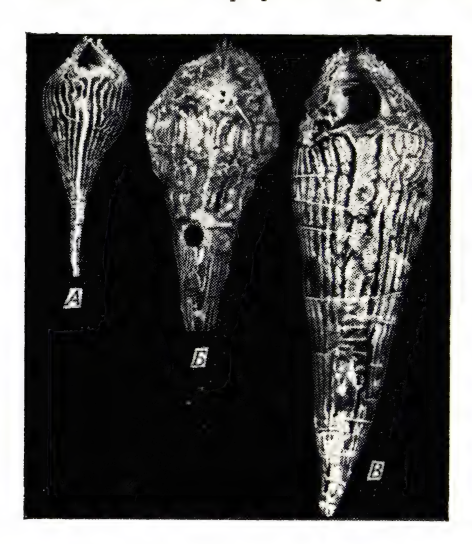


Рис. 22. Корнеплоды сахарной свеклы сорта Уладовка с разных полей: *А* — урожай 25 *ц/га*; *Б* — урожай 500 *ц/га*; *В* — урожай 1000 *ц/га*

Из сопоставления макросрезов корней-рекордистов очень легко установить, что так называемый хвост, рассматриваемый обычно как своеобразный аппарат для водоснабжения, при благоприятных условиях питания свеклы, аэрации и водного режима очень легко превращается в тело корнеплода, т. е. хвостовая часть корнеплода способна при благоприятных условиях значительно расти в толщину, повышая тем самым урожай сахарной свеклы.

Деревянистость и дуплистость корнеплода сахарной свеклы значительно снижают ее производственные качества. В урожаях сахарной свеклы встречаются корни со значительной деревянистостью, которая затрудняет заводскую переработку. При разрезании таких корней нож «зачесывает» сетку сосудисто-волокнистых пучков, как волосы на гребень.

Деревянистость корней свеклы может создаваться за счет оболочек сосудов пучков. Увеличение сахаристости корня связано с увеличением его деревянистости. Деревянистость более сахаристых корней создается не только за счет толстостенных сосудов, но и за счет толстостенных клеток вокруг них. В крайних случаях пучки представляют собой механически прочные шнуры, связанные в густую сетку наподобие стенки плетеной корзины. Деревянистость хорошо заметна на тангентальных разрезах в плоскости колец сосудисто-волокнистых пучков и особенно в старых кольцах. Поэтому при исследовании корней на деревянистость необходимо всегда обращать внимание на тангентальные срезы корней.

Вопрос о деревянистости корней весьма важен для производства, однако он изучен недостаточно. Под этим понятием часто скрываются биологически разные явления.

Отрицательную роль играет дуплистость корней сахарной свеклы. О причинах дуплистости известно мало. Возможно, что в основе этого явления лежат механические причины, например разрывы паренхимы в головке корнеплода от сильного и неравномерного разрастания ее в толщину и в длину. Возможно, дуплистость возникает в результате нарушения физиолого-биохимических функций в головке в период вегетации свеклы. Содержимое клеток паренхимы в том месте, где образуется дупло, расщепляется на простые соединения, которые используются для питания точки роста (Еникеев, 1957). Паренхима в головке корня представляет собой не что иное, как обычную сердцевину стебля. Судя по нашим данным, в этой паренхиме в зоне дупла идет, по-видимому, усиленный дыхательный процесс, о чем свидетельствует значительное скопление кристаллов оксалата кальция в клетках паренхимы (Табенцкий, 1940).

ЛИСТ

Меристематическая верхушка стебля, заложенная в проростке свеклы, в основании семядолей, становится очагом листообразования, поэтому каждый новый лист на первых этапах своего эмбрионального развития генетически связан с верхушечной меристемой. Листообразование у свеклы происходит непрерывно, так как листовые бугорки возникают на протяжении всего вегетационного периода. Этим объясняется большое число листьев (до 50—60 и более), образующихся на первом году вегетации свеклы. Темп листообразования зависит от состояния растения, условий питания и других внешних условий, а также от состояния жизнедеятельности верхушечной меристемы.

Для свеклы типично листообразование по формуле 5/13. Эта дробь означает, что на каждых пяти оборотах спирали на головке корня образуется 13 листьев, а с 14-го листа начинается новый цикл в размещении по спирали новых 13 листьев и т. д. Таким образом, на протяжении вегетационного периода листообразование свеклы может проходить 4—5 и более циклов.

Листья сахарной свеклы всегда черешковые, с цельной пластинкой. По форме пластинки первые 6—8 листьев розетки лопатчатые, с тупой верхушкой и клиновидным основанием, сбегающим по черешку. Наибольшую ширину лист имеет в средине пластинки. У последующих листьев форма пластинки изменяется: наиболее широкое место приближается к основанию, пластинка приобретает широкую яйцевидную форму и основание становится сердцевидным. У некоторых форм свеклы листья напоминают листья подорожника. Листья сахарной свеклы обычно гофрированные, однако у первых 8—10 листьев гофрированность отсутствует или выражена слабо, она усиливается у последующих листьев и снова ослабляется у листьев, возникающих в конце вегетации. Листьям свеклы свойственна и курчавость, т. е. бóльшая или меньшая волнистость контура листа. Гофрированность и курчавость свидетельствуют о том, что

жилкование листа заканчивается раньше, чем развитие клеток паренхимной ткани в петлях сети жилок.

Цвет листовой пластинки закономерно изменяется в процессе онтогенеза листа. Нам удалось заметить, что молодые возникающие листья имеют салатный цвет; растущие листья становятся зелеными, эта окраска усиливается до темно-зеленой, свойственной листьям, закончившим рост. В процессе старения и отмирания листа окраска переходит в серо-зеленые, желто-серо-зеленые и желто-бурые тона. Изменение окраски отражает состояние пигментной системы зеленых тканей листа и уровень жизнедеятельности самого листа.

Обстоятельные исследования окраски листьев сахарной свеклы и содержания хлорофилла в них проведены А. С. Оканенко (1923). Он установил, что начиная со всходов интенсивность окраски листьев постепенно возрастает; особенно ярко окрашены средние и наиболее долговечные листья.

Поверхностный блеск или матовость листа также характеризует жизненное состояние листа. У молодых листьев, клетки которых имеют сильный тургор, поверхность блестящая, с возрастом блеск постепенно уменьшается, и поверхность листа становится матовой. Шкала для сравнительной оценки цвета листьев и степени их матовости разработана акад. Е. Ф. Вотчалом (1940). Такие показатели, как площадь листьев, продолжительность их жизнедеятельности, продолжительность периода роста и отмирания, различны у листьев разных ярусов (Орловский, 1952).

Весьма важно отметить, что все морфологические признаки листа необходимо изучать в онтогенезе растения и в зависимости от влияния условий внешней среды. В этом направлении большие исследования проведены Г. С. Чугаевой (1958).

Лист свеклы — типичный лист мезофитного растения (рис. 23). Основную массу тела листа составляют клетки мезофилла. В каждой клетке в зависимости от питания растений и других условий насчитывается от нескольких десятков до нескольких сотен хлоропластов. Мезофилл листьев свеклы дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму. В некоторых случаях эта дифференцировка проявляется не резко. Палисадная паренхима представлена двумя-тремя слоями короткоцилиндрических клеток. Однако в зависимости от условий освещения, питания, влажности почвы форма клеток может сильно изменяться, до резко палисадной. Губчатая паренхима — рыхлая ткань с большими межклетниками, состоит из более или менее шарообразных или мешковидных клеток.

Лист сверху и снизу покрыт эпидермисом из плотно сомкнутых живых клеток с несколько утолщенными наружными оболочками и кутикулой. Среди клеток кожицы имеются устьица, состоящие из двух полулунных замыкающих клеток. Устьица обыкновенно расположены между 3—4 клетками кожицы. Число устьиц различно в разных участках одного и того же листа, а также на верхней и нижней поверхности. Как правило, устьиц больше на нижней по-

верхности и в основании листа. В среднем на 1 *мм*² приходится не более 100 устьиц на верхней и более 150—на нижней стороне листа. Что касается длины устьиц, то она также подвержена колебаниям. У свеклы культурных сортов она равна 25—26 *мк*. В листовую пластинку переходят сосудистые пучки из черешка; на границе перехода они объединяются в массивную проводящую ткань главной

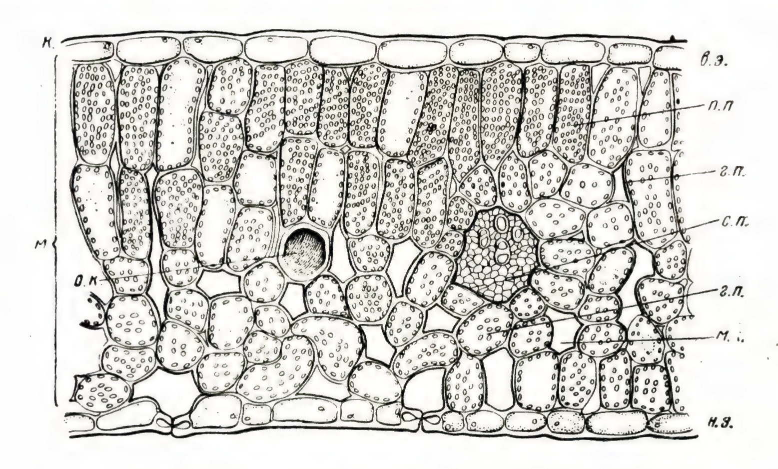


Рис. 23. Поперечный разрез листа сахарной свеклы:
в. э. — верхний эпидермис; *к* — кутикула; *н. э.* — нижний эпидермис; *м* — мезофилл; *п. п.* — палисадная паренхима; *г. п.* — губчатая паренхима; *с. п.* — сосудистый пучок; *м. к.* — межклетники; *о. к.* — клетки, содержащие оксалат кальция

жилки пластинки. Густота сети сосудистых пучков в разных участках листа различна. Жилки листа связаны в петли, обслуживающие определенное число клеток мякоти.

Черешки у основания становятся более плоскими, трапециевидными. Поверхность черешка с наружной стороны обычно ребристая. Ребра имеют колленхиму. Основную массу черешка составляет паренхимная ткань, клетки которой, расположенные ближе к эпидермису, содержат хлорофилловые зерна. Между ребрами черешка в эпидермисе продольными рядами располагаются устьица. В паренхиме имеются клетки, содержащие оксалат кальция. Число проводящих пучков в черешках листьев разного возраста различно: оно невелико у ранних и поздно возникших листьев и увеличивается у средних, достигая 24—30 пучков на поперечном разрезе. Много пучков в широких черешках листьев Мангольда.

Лист—это специализированный орган фотосинтеза и транспирации. В листе реализуются внешние условия, необходимые для жизнедеятельности протопласта и хлоропластов каждой хлорофиллоносной клетки.

Применяя усиленное корневое питание, рациональную агротехнику и систему удобрений, можно перестраивать структуру листа в

сторону повышения продуктивности хлорофиллоносных клеток (Табенцкий, 1953; Чугаева, 1952, 1958).

В исследованиях А. А. Табенцкого, Н. Н. Выборновой, Г. С. Чугаевой о гранулярной структуре хлоропластов было показано, что величина гранул, их число и структура хлоропласта закономерно изменяются в онтогенезе хлоропласта и в онтогенезе листа (рис. 24). У молодых, только что возникших хлоропластов хлоро-

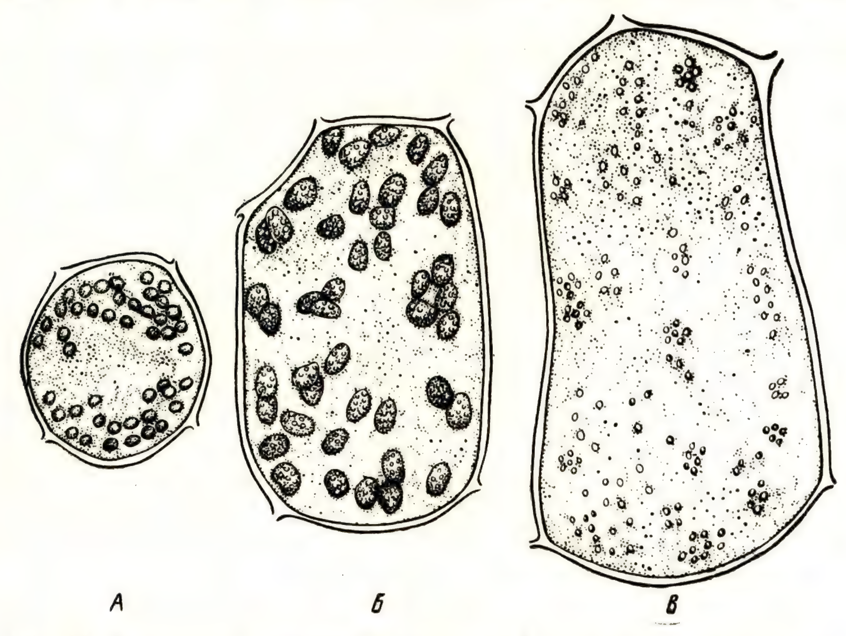


Рис. 24. Возрастные изменения в гранулярной структуре хлоропластов: *А* — клетка из молодого листа, хлоропласты с тонким дисперсным распределением хлорофилла; *Б* — клетка взрослого листа, хлоропласты крупногранулярной структуры; *В* — клетка из отмирающего листа, хлоропласты распадаются на гранулы

филл находится в тонкодисперсном состоянии, поэтому хлоропласты кажутся гомогенно-зелеными. По мере роста хлорофиллового зерна возникает мелкогранулярная структура, далее возникает фаза крупногранулярной структуры. В дальнейшем, в процессе старения свекловичного листа, гранулы становятся более крупными, но число их значительно уменьшается. При отмирании листа наступает деструкция хлоропластов, распад их на гранулы, потеря зеленой окраски и отмирание гранул. Гранулярная структура в настоящее время детально изучена с помощью электронного микроскопа.

В отношении фотосинтеза и сахарообразования наиболее активны хлоропласты с тонкодисперсной или мелкогранулярной структурой. Об этом свидетельствуют опыты, проведенные А. А. Табенц-

ким и А. С. Оканенко по сахарообразованию в листьях свеклы разного возраста, с разной структурой хлоропластов. Опыт показал, что наибольшее накопление сахаров происходит в молодых листьях, обладающих хлоропластами с тонкодисперсной или мелкогранулярной структурой (1,35%), значительно меньше сахара синтезируется в листьях с крупногранулярной структурой хлоропластов (0,50%) и еще меньше в старых листьях, пластиды которых частично распадаются на гранулы (0,35%).

К листьям сахарной свеклы приложим закон В. Р. Заленского (1904) о количественной анатомии листьев разных ярусов.

По мере перехода от нижнего яруса к верхнему уменьшается размер клеток эпидермиса листьев, замыкающих клеток устьиц, клеток мезофилла и объем межклетников. Таким образом, листьям верхних ярусов свойственна ксероморфная структура.

С разной величиной клеток листа связана разная интенсивность физиологических процессов. В этом направлении представляют интерес исследования В. В. Колкунова (1907), который установил, что в условиях большой влажности почвы и воздуха ассимиляция в листьях свеклы протекает тем интенсивнее, чем больше величина клеток листа. В условиях низкой влажности почвы и воздуха процессы ассимиляции протекают интенсивнее в листьях с мелкими клетками. В первом случае, по В. В. Колкунову, это объясняется большой величиной газообмена у крупноклетных растений, а во втором — подавлением ассимиляции у крупноклетных растений. В условиях большой сухости воздуха и почвы процесс ассимиляции подавляется в первую очередь, поскольку к хлорофиллоносным клеткам и к клеткам эпидермиса вода подается в недостаточном количестве, что ведет к закрыванию устьиц, т. е. прекращению доступа углекислоты к хлорофиллоносным клеткам.

Весьма важен вопрос об интенсивности листообразования. В зависимости от условий, в которых вегетирует свекла, интенсивность листообразования резко меняется. Так, по данным Г. С. Чугаевой (1958), на неудобренной почве на образование первых 40 листьев понадобилось 109 дней. На той же почве при полном удобрении (NPK) такое же число листьев образовалось уже за 70 дней. При добавочных корневых подкормках азотом и фосфором на образование 40 листьев потребовалось лишь 60 дней. Лучшие условия питания активизировали жизнедеятельность верхушечной меристемы и процесс заложения листовых бугорков. При плохом питании листья возникали в среднем через 2,5—3 дня, при усиленном питании — через 1,5—2.

Применяя разные варианты азотно-минерального и органо-минерального питания, при бесперебойном снабжении растения водой, можно добиться значительного увеличения числа хлорофилловых зерен в клетке и усилить их физиологическую активность. По данным А. А. Табенцкого, Г. С. Чугаевой и М. А. Кублицкой (1955), при усиленном питании азотом повышается жизнедеятельность протопласта клетки в целом, а следовательно, усиливается рост и уве-

личивается размер пластидоносных клеток. Повышение жизнедеятельности протопластов приводит к возникновению в них новых очагов пластидообразования, и число хлоропластов в клетке возрастает. При усиленном питании азотом, фосфором, калием растет живое тело клетки и тело самого хлоропласта. Азотно-минеральное питание регулирует процесс старения хлоропластов. Конечно, все это возможно лишь при сбалансированности элементов питания и водного режима. Так, например, в наших опытах на неудобренной почве в хлорофиллоносных клетках было зарегистрировано в среднем 145 хлоропластов, при полном питании NPK — 261, при питании NPK+подкормка азотом — 300 хлоропластов и при питании NPK+подкормка азотом и фосфором число хлоропластов достигло 361. Особенно эффективно внесение азота вместе с фосфором. Эти данные показывают, что путем усиления питания можно действительно добиться значительного увеличения числа фотоактивных органов зеленых клеток листа.

Важным показателем физиологической деятельности хлоропластов является крахмалообразование. В листьях свеклы, росшей на неудобренной почве, хлоропласты были буквально переполнены крахмалом. Это относится не только к молодым, но и ко взрослым листьям. В то же время в листьях растений, получавших с подкормкой азот, наличие крахмала в хлоропластах значительно снижалось. При полной подкормке (NPK) в хлоропластах были лишь следы крахмала или он совершенно отсутствовал, что указывало на сильный отток сахара из хлорофилловых зерен. П. О. Столбин и Н. И. Орловский (1928) показали, что в старых листьях свеклы крахмал образуется в незначительных количествах, а иногда и вовсе не образуется. Нет крахмала в листьях растений, страдающих и увядающих от жары. Все это указывает лишь на то, что накопление крахмала стоит в тесной связи с состоянием зеленого листа, с физиологической работой хлорофилловых зерен как фотосинтезирующих органов. Следовательно, при учете крахмалообразования необходима регистрация внешних условий, при которых идет работа зеленых органов. Таким образом, фосфор и калий способствуют сахаропродуктивности хлорофиллового зерна и играют важную роль в сахаронакоплении и общей продуктивности растения сахарной свеклы.

Кристаллы оксалата кальция накапливаются в листьях свекловичного растения в значительном количестве во взрослых листьях, они целиком заполняют полость клеток, так что диаметр клетки совпадает с диаметром оксалатной друзы. Пользуясь просветленным материалом, не представляет никакого труда установить крупноклетность или мелкоклетность структуры листа, что очень важно для физиологической характеристики типа или сорта свеклы. Для сравнительного определения массы оксалата кальция мы ввели понятие «оксалатный коэффициент», указывающий на мощность отложений этого вещества в листе (Табенцкий, 1928). Оксалатный коэффициент отражает энергию дыхания. В листьях свеклы, кото-

рые в первую половину вегетации содержат больше оксалата кальция, наблюдается и более сильное дыхание. Эти данные согласуются с ранее установленными А. А. Табенцким и Г. К. Цыбульниковым соотношениями, по которым растения свеклы сахаристого направления содержат в листьях меньше оксалата кальция, чем растения урожайного направления с более низкой сахаристостью корней. Исследования Т. А. Филатовой (1934), изучавшей содержание оксалата кальция в здоровых и мозаичных листьях свеклы, показали, что в мозаичных листьях гораздо меньше кристаллоносных клеток и меньше размер друз. Существуют микроскопический и химический методы определения содержания оксалата кальция в листьях (Лебедева, Починок, 1934). Данные этих определений совпадают.

СТЕБЕЛЬ

Многолетняя жизнеспособность свекловичного растения связана с особой природой головки корнеплода. Головку следует рассматривать как стеблевую часть, как побег с укороченными междоузлиями, с верхушечной и пазушными почками. Верхушечная почка находится в центре головки корнеплода. Из верхушечной почки возникает центральный, сильно развивающийся стебель с листьями, из пазушных почек возникают боковые побеги второго порядка, если считать головку за побег первого порядка. Пазушные почки формируются в пазухах розеточных листьев и сохраняются там после отмирания листьев. Почки дают начало цветоносным побегам на втором году жизни свеклы или даже позднее. И. И. Синягин и Н. П. Морозова (1953), специально изучавшие особенности развития сахарной свеклы на третьем году жизни растения, отмечают, что на втором году не все почки, имеющиеся в головке корня, трогаются в рост. Некоторые из них остаются спящими до третьего и даже четвертого года жизни свеклы. Судя по давним опытам Тржебинского, жизнеспособность свеклы сохраняется даже на седьмом году. Почки в головке стадийно разнокачественны. Из короткостадийных почек возникают цветоносные побеги, а длинностадийные могут давать начало новым розеткам на головке корня, а некоторые остаются в спящем состоянии.

В опытах И. М. Толмачева (1940) свекла, находившаяся в теплой оранжерее, росла в течение нескольких лет, не давая цветочных побегов. Головка корня в этих условиях принимала пальмовидную форму, вытягивалась, сохраняя на верхушке розетку листьев. После того как растения перезимовали в холодной оранжерее, стеблевая часть перешла в репродуктивную фазу развития. Эти опыты подтверждают долголетнюю жизнеспособность свекловичного растения и переход к развитию цветоносных побегов в зависимости от стадийных изменений. По В. О. Казарян (1952), между центральной и боковыми почками имеется корреляционная связь, и не только в процессах роста, но и при прохождении стадии яровизации. Выше

заложенные почки проявляют максимальную абсорбционную способность к питательным пластическим веществам, поступающим от нижних ярусов растения, и тем самым препятствуют выходу из состояния покоя клеток нижележащих боковых почек.

Стебель цветоносного побега свеклы представляет осевой орган, на котором возникают листья и боковые побеги. Нижние листья — крупные, черешковые; верховые листья — короткочерешковые или сидячие, в их пазухах возникают соцветия — клубочки.

Стебель обычно резко ребристый, реже цилиндрический с менее заметной ребристостью. В крайних случаях форма стебля на поперечном разрезе может быть глубоко-лопастной. Лопасти развиты в разной степени, в связи с чем контуры становятся неправильно лопастными. В верхней трети стебель типично травянистый, в средней трети теряет травянистую природу, утолщается, становится более прочным на излом. Нижняя часть, связанная с головкой корня, развита сильнее, превышает по толщине среднюю часть и представляет собой одревесневшую, твердую и механически прочную часть стебля.

Указанные морфологические особенности являются отражением особенностей анатомического строения, более или менее сильного развития тех или других тканей на разной высоте стебля, и у разных стеблей разных растений свеклы.

Прочность стебля — очень важный производственный показатель. Она обусловливается не только наличием механической ткани, но и общей длиной стебля, большей или меньшей степенью развития ребристости, наличием сердцевины или ее отсутствием.

В самом верхнем отрезке стебля, в зоне сближенного, скученного расположения мелких клубочков, всегда наблюдается первичное строение. Здесь, параллельно наружным контурам стебля, на некотором расстоянии от кожицы залегает кольцо сосудисто-волокнистых пучков, внутрь от которого размещается сердцевина, а снаружи — кора, покрытая кожицей. Кора представлена хлорофиллоносной паренхимой, переходящей в ребрах стебля в типичную колленхиму.

На срезах, проведенных на высоте приблизительно $^1/_3$ от верхушки стебля, уже видны не только вторичные, но и третичные образования. В тех пучках, которые составляют первое кольцо, благодаря деятельности имеющегося в пучках камбия могут быть элементы вторичной ксилемы и вторичной флоэмы. Кроме этого кольца можно наблюдать и новое кольцо или дуги пучков, возникающие в направлении периферии флоэмной части предыдущего первичного кольца по типу третичных изменений в корне. Таким образом, здесь имеет место деятельность новой меристематической ткани (Fron, 1898).

На разрезах, проведенных ближе к основанию стебля, видно интенсивное образование подобных колец или дуг пучков и межпучковой паренхимной ткани. В межпучковой паренхиме оболочки клеток сильно утолщаются, одревесневают, и паренхима превра-

щается в типичную склеренхиму, т. е. прочную механическую ткань. Эта ткань сливается с механическими тканями пучков, в результате чего создается общий массив механической ткани, в которую как бы вкраплены сосуды и участки флоэмы.

У свеклы довольно часто можно наблюдать так называемые фасциированные, т. е. сросшиеся в одной плоскости, стебли. В анатомическом строении таких фасциированных стеблей нет ничего принципиально нового по сравнению с обычными: те же ткани в стебле, тот же механизм утолщения, как и у обычных стеблей. Разница лишь в том, что при сращении сердцевина становится общей, а все остальные ткани сохраняют свое положение в соответствии с формой фасциированного стебля. Типы фасциации бывают разные: или стебель на всем протяжении остается плоским в виде ленты из двух или даже нескольких сросшихся стеблей, или же, при более позднем сращении, стебель на большом отрезке остается одинарным, а затем по разным причинам, меристематическая верхушка делится вертикально на несколько отдельных верхушек, и тогда возникающие из них стебли срастаются в одной плоскости и дают отрезок в виде фасциированного стебля.

ЛИТЕРАТУРА

Агапов С. П. Бюлл. сорт.-сем. упр. Сахаротреста, 1929, 7/15. Александров В. Г. Научн.-агрон. журн., 1928, 12. Арциховский В. М. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1928, **19**, 4. Бари Д. А. Сравнительная анатомия вегетативных органов явнобрачных и папоротникообразных растений, 1880. Бережко С. Т. и Гомоляко С. Е. Сб. научн. тр. ВНИС, 1959, **38**. Вотчал Е. Ф. Научн. зап. по сах. пром., 1934, агрон. 2; Связь сосудистых колец в корне сахарной свеклы с сосудистыми пучками отдельных листьев. Научн. зап. по сах. пром., 1934а, агрон., 2; Научн. зап. по сах. пром., 1934б, **XI**; Вісті АН УРСР, 1935, 2—3; Сб. «Свекловодство», **I**, Киев, Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1940, Гомоляко С. Е. ДАН СССР, 1954, **XCV**, 4; Тр. ВНИС, 1957, **35**. Вестн. с.-х. наук, 1960, II; Укр. бот. журн., 1961, **XVIII**, 3. Горбовський О. Г. Вісті АН УРСР, 1936, 4. Еникеев С. Г. Дуплистость сахарной свеклы и пути ее устранения. Автореф. докт. дисс. Фрунзе — Воронеж, 1957. Задлер В. В. Качество семян сахарной свеклы как фактор урожайности. Автореф. канд. дис. Киев, 1952. Заленский В. Р. Изв. Киевск. политехн. ин-та, 1904. Зосимович В. П. Эволюция дикой и культурной свеклы. Автореф. докт. дисс. Киев, 1958. Иванов Л. А. Анатомия растений. 1935. Ильин М. М. Пробл. бот., **I**. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950. Казарян В. О. Стадийность развития и старение однолетних растений. Ереван. Изд-во АН АрмССР, 1952. Коваленко В. Г. Научн. зап. УНІЦ, 1933, кн. XXIX—XXX. Козинец Т. Е. Научн. зап. по сах. пром., 1934, 2, 3. Колкунов В. В. Анатомо-физиологические исследования степени ксерофильности некоторых рас свекловицы. Киев, 1907. Копыл — Гомоляко С. Е. Научн. зап. ВНИС, 1933, **33**; Научн. зап. по сах. пром., 1934, агрон., 4—5. Красочкин В. Т. Свекла. М.— Л., Сельхозгиз, 1960. Кулешов Н. Н. и Рабинович Н. И. Вісник Харьк. с.-г. ін-ту, 1925. Курсанов А. Л. Природа, 1954, 7. Лебедева А. П. и Починок Х. Н. Научн. зап. по сах. пром., 1934, 3—5. Никольский С. А. Тр. сети опытн. полей Всерос. о-ва сахарозаводчиков. Сообщ. 22. Киев, 1913. Оканенко А. С. Бюлл. сорт.-сем. упр. Сахаротреста, 1923, 6; Научн. зап. по сах. пром., 1936, агрон. 4; Тр. ВНИС, **35**. Киев, 1957. Орловский Н. И. Свекл. полев., 1937, 4; Основы биологии сахарной свеклы. Киев, 1952. Радкевич О. Н. Вестн. Ленингр. ун-та, 1947, 2. Синягин И. И. и Морозова Н. П. ДАН СССР, 1953, **XCI**, 3. Сирык П. А.

Некоторые вопросы биологии сахарной свеклы в связи с ее селекцией и агротехникой. Автореф. канд. дисс., 1952. Слезкин П. Р. Сахарная свекла и ее культура. Киев, 1908. Столбін П. О. та Орловський М. І. Тр. Наук. ін-та селекціі, 1928, **4**. Табенцкий А. А. Тр. ЦИНС, 1928, **2**; Бюлл. сорт.-сем. упр. Сахаротреста, 1930, 7; Сб. «Свекловодство», **I**. Киев, 1940; Изв. АН СССР, сер. биол., 1947, 5; 1953, I. Табенцкий А. А., Чугаева Г. С., Кублицкая М. А. «Вопр. агротехн. и селекц. сахарной свеклы», 1955. Толмачев И. М. Сб. «Свекловодство», **I**. Киев. 1940. Филатова Т. А. Научн. зап. по сах. пром., 1934, 2—3; Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1936 г. Пищепромиздат, 1938. Чугаева Г. С. Влияние азотного питания на развитие хлорофиллоносных органов сахарной свеклы. Канд. дисс., 1952; Научн. зап. БЦСХИ, 1958. Шилкина И. А. Бот. журн., 1953, **38**, 4. Ярошевский П. Е. Научн. зап. по сах. пром., 1931, **14**. Artschwager E. J. Agr. Res., 1926, **33**. Bartoš J. Ztschr. Zuckerind. d. C. Sl. Rep. 1930. Bonnier G. et L. du Sablon. Cours de Botanique, 1901. Clos D. Ann. sci. nat. Bot., 1849, **3**, ser XIII. Danggard P. Recherches sur le mode d'union de la tige a la racine le Botaniste, 1889. Decoisne F. Recherches sur l'organisation anatomique de la betterave. Compt. Rend. 1838, **VII**. Dostal R. Planta 1928, **V**, 11. Droysen K. Beitr. Zur Anat. und Entwicklungsgeschichte der Zuckerrübe. Hall, 1877. Esau K. Am. J. Bot., 1934, **21**. Flot E. Rev. gen. de Bot., 1905, **17**, **18**, **19**. Fron G. Compt. Rend., 1898, **CXXVII**. Ceschwind L. Bull. de l'Assoc. d. Chim. sucr. et dist., 1900—1901, **XVIII**. Hoffmann M. Bl. f. Zuckerrübenbau, 1903, **10**. Joshi A. Ann. J. Bot., 1937. Jost M. Bot. Ztschr., 1893, **51**. Matthysen J. Ztschr. d. Ver. Zuckerind, 1912, **LXII**. Nestler J. et. Stoklasa A. Bull. sucr. et distil., 1898, **XVI**. Pack D. Am. J. Bot., 1927, **14**. Peklo J. Osterr. Ung. Zs. Zuckerind., 1908, **XXXVII**. Plant M. Landwirtsch. inst. Bromberg, 1910, **III**. Sanio K. Jb. Wiss. Bot., 1860. Seeliger R. Arb. Biol. Reichsanst. Land. u. Forstw., 1902, **10**; 1902a, **18**. Schindler F. u. Proskowetz J. Osterr. Ungar. Zs. Zuckerind., 1890, **XL**. Stammer R. Lehrbuch der Zuckerfabrikation, 1874. Tieghem Van H. Ann. Sci. nat. Bot., ser. XIII, 1870—1871. Turpin. Ann. Sci. nat. Bot., ser. XXI, 1830. Vries de H. Landwirtsch. Jb. 1879, 8; Wachstumsgeschichte der Zuckerrübe. Landwirtsch. Jb. 1879a, **8**. Wiesner J. Die Rohstotte des Pflanzenreicher, **II**, 1903.

РОСТ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Под ростом понимают процесс увеличения массы, веса и объема, обусловленный новообразованием элементов структуры организма. В основе роста лежит синтез, связанный с новообразованием протоплазмы, делением, дифференцировкой и растяжением клеток. Масса организма или отдельных его частей в процессе роста увеличивается необратимо. Обратимое увеличение массы или объема, наблюдаемое при набухании, например, мертвых семян или крахмала в воде, не является процессом роста. Рост — явление не только физическое, но и биологическое. В некоторых случаях рост может не сопровождаться увеличением веса, как, например, при прорастании семян и клубней, так как общий вес растущего семени может в известный период оказаться меньше исходной массы в связи с потерями на дыхание в процессе роста.

Еще не так давно не проводили резкой грани между понятиями роста и развития. Однако это не однозначные стороны жизни растения. Рост есть увеличение массы растения, в то время как понятие развития включает качественные изменения организма. Понятно, что процессы роста и развития растений практически неотделимы друг от друга.

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН

Для прорастания свекловичного семени необходима прежде всего влага, а также доступ кислорода и надлежащая температура. С поступлением в семя воды оно набухает и в нем активизируются жизненные, ферментативные процессы. Клубочки сахарной свеклы, покрытые высохшими паренхимными тканями околоплодника, поглощают 120—170% влаги от веса воздушно-сухих клубочков, т. е. значительно больше, чем семена многих других растений. При этом более крупные клубочки поглощают влагу медленнее, чем мелкие, и соответственно несколько медленнее прорастают. По наблюдениям А. С. Оканенко (1940), семена свеклы, освобожденные из гнезда околоплодника, поглощают меньше воды (40—70% от собственного веса) и прорастают значительно быстрее, чем заключенные в ткани клубочка или околоплодника у односемянной свеклы.

До недавнего времени, вслед за Габерландтом (Haberlandt, 1860), минимальной температурой прорастания семян свеклы считали +4°С. Однако, по данным П. Е. Ярошевского (1939), семена свеклы могут прорастать даже при температуре около 1°С. В этих условиях уже на 23-й день Ярошевский наблюдал появление проростков. Исследования Льговской опытно-селекционной станции показали, что у более холодостойких биотипов и сортов сахарной свеклы при пониженной температуре прорастание идет более энергично, чем у теплолюбивых.

Способность свекловичных семян прорастать при относительно низкой температуре позволяет сеять сахарную свеклу раньше, чем другие более теплолюбивые растения. Кроме того, наличие биотипов свеклы, в разной степени реагирующих на температурный фактор, открывает перспективы отбора на холодостойкость и выведения сортов, позволяющих проводить ранние посевы, что весьма важно для северо-восточных районов свеклосеяния. Интенсивность прорастания семян сахарной свеклы при разных температурах может быть иллюстрирована такими относительно типичными сводными данными, полученными Всесоюзным научно-исследовательским институтом сахарной свеклы (Киев) и Всесоюзным научно-исследовательским институтом свекловичного полеводства (Москва):

Температура	1—2°	3—4°	6—7°	10—11°	15—20°
Период прорастания в днях	45—60	25—30	10—15	8—10	3—4

Для посева свеклы пониженная температура почвы неблагоприятна и при сухой, ветреной погоде, угрожающей иссушением почвы, и при повышенной влажности. Нельзя забывать, что длительное лежание набухших семян в холодной влажной почве вызывает их ослабление и гибель. Ростки, оставшиеся живыми, но сильно истощенные, больше поражает корнеед. По данным В. В. Задлера (1952), наибольшая скорость прорастания наблюдается при температуре около 30°С, а наивысшая всхожесть, т. е. появление максимального количества ростков из 100 клубочков на 10-й день, — при температуре 20—25°С. Однако в практике свеклосеяния сев сахарной свеклы начинают обычно, когда среднесуточная температура почвы на глубине 5—10 *см* достигает 5—6°С, а почва становится зрелой и хорошо разрабатывается. При таких обстоятельствах в большинстве районов свеклосеяния уже через 3—4 дня температура повышается до +8° и более.

При ранних посевах свеклы, в случае возврата заморозков, молодые всходы могут пострадать. Но в практике свекловодства гибель свекловичных всходов от морозов бывает редко. И. В. Якушкин (1930) отмечает, что даже при падении температуры до —10°С, как это было весной 1930 г. в Воронежской области, преобладающая часть проростков свеклы уцелела и густота насаждения плантации оказалась практически нормальной. По нашим многолетним

наблюдениям, всходы сахарной свеклы переносят кратковременное снижение температуры до —5°С обычно без заметного ущерба. Но самые молодые всходы с едва появившимися на поверхности почвы семядолями особенно чувствительны к морозу и иногда, если заморозки наступают внезапно, гибнут даже при температуре —3°С. Подтверждением этому служат данные В. В. Селихова (1940), полученные им при промораживании всходов свеклы в небольших ящиках (табл. 10).

Таблица 10

Влияние низких температур на проростки сахарной свеклы (по Селихову, 1940)

Температура, °С	Продолжительность действия пониженной температуры, *ч* и *мин*	Число погибших растений в % у сортов	
		сахаристого	урожайного
—2,0	2.00	12,5	27,8
—2,0	4.00	33,4	50,0
—4,5	1.00	61,9	65,6
—8,0	0.30	81,6	93,1
—8,0	0.45	82,3	95,3
—8,0	1.00	100,0	100,0

Степень влажности почвы, срок посева, внезапность наступления холода и продолжительность его действия, а также и свойства самих растений (возраст, сорт, закалка и т. д.) отражаются на степени губительности низкой температуры. Так, чем больше сухих веществ в проростках, тем меньше они гибнут от заморозков.

По мере того как ткани околоплодника и заключенные в нем семена впитывают влагу и набухают, в семени усиливаются ферментативные процессы, и зародыш начинает прорастать. Первым трогается в рост зародышевый корешок. Клетки интенсивно делятся и разрастаются, корешок разрывает семенную оболочку, приподнимает крышечку и, освобождаясь, выходит наружу, за пределы своего гнезда. Но до появления всходов на поверхности почвы растение еще лишено возможности образовывать органическое вещество в процессе фотосинтеза. Поэтому сухой вес 100 ростков ко времени появления всходов обычно бывает меньше сухого веса 100 семян. Так, в одном из опытов А. Е. Максимовича (1957) сухой вес 100 семян составлял 259 *мг,* а 100 ростков в период появления всходов всего 216 *мг.*

Однако еще до выхода семядолей на поверхность свекловичные проростки нуждаются в питательных веществах, которые они черпают за счет запасов в перисперме, эндосперме и частично в тканях околоплодника. Семядоли зародыша выходят из гнезда обычно несколько позже, чем корешок, а иногда почти одновременно с ним. Следовательно, еще в почве проросток теряет связь с околоплодни-

ком и дальнейший его рост, до выхода семядолей на поверхность почвы, происходит за счет запасных веществ его клеточных тканей, а также и за счет элементов, усваиваемых непосредственно из почвы. В этот период корешок зародыша постепенно углубляется в почву, а верхняя часть подсемядольного колена благодаря делению и разрастанию клеток продвигается вверх, вынося семядоли на поверхность почвы. Из сказанного можно заключить, что чем дольше семядоли не будут выходить на дневную поверхность, т. е. чем дольше проростки будут черпать энергию для дыхания за счет содержимого своих клеток, тем более слабыми окажутся всходы и тем в большей степени их будет поражать корнеед.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН

Предпосевная обработка семян имеет своей целью ускорить получение мощных выровненных всходов. Чем скорее и дружнее появляются после посева всходы, тем меньше истощаются запасные вещества в клетках проростков до начала фотосинтетической деятельности семядолей, тем мощнее ростки и тем больше вероятность получить высокий урожай свеклы с высокой сахаристостью. Более мощные проростки дружнее пробиваются на поверхность почвы, меньше поражаются корнеедом и вредителями и благодаря более развитой и глубоко идущей корневой системе легче переносят засухи. При более ранних всходах фактически удлиняется вегетационный период. Путем специальных методов предпосевной обработки семян (Генкель, 1956; Воронова, 1957) можно не только ускорить появление всходов, но и добиться усиления ксероморфизма растений, т. е. повышения их засухоустойчивости или холодостойкости.

Остановимся на биологических обоснованиях отдельных наиболее распространенных приемов предпосевной обработки семян сахарной свеклы.

Особенно часто применяют обычное предпосевное замачивание семян (клубочков). При посеве сухими семенами набухание семян происходит в почве. Время набухания зависит от степени влажности почвы и температуры окружающей среды. При недостаточной влажности почвы или низкой температуре набухание и появление всходов затягиваются. Если семена перед посевом замочить и продержать их увлажненными хотя бы при температуре 15—16°C в течение полутора суток, то клубочки достаточно набухнут еще до посева. Естественно, что подготовленные подобным образом семена, высеянные в почву, прорастают интенсивнее, чем сухие, всходы появляются раньше и раньше начинается их фотосинтетическая деятельность. Этот прием предпосевной обработки семян особенно распространен в Сибири.

Вторым приемом предварительной обработки семян следует назвать предпосевную яровизацию. Этот агротехнический прием способствует ускорению стадийного развития, ускорению плодоноше-

ния и созревания растений и, как следствие этого, повышению их урожайности. При яровизации семян сахарной свеклы задача сводится не к ускорению плодоношения (так как это привело бы к цветушности свеклы, что вовсе не желательно), а к усилению ростовых процессов, в частности процесса нарастания корнеплода. Яровизация свекловичных семян производится при температуре около 3—7°С. Длительное выдерживание в этих условиях может привести к цветушности, поэтому при таком способе предпосевной обработки семена свеклы высевают недояровизированными обязательно при наступлении устойчивого весеннего потепления, ибо во влажной, холодной почве процесс яровизации семян может интенсивно продолжаться. Исходя из этого, в северо-восточных и северо-западных районах свеклосеяния в ранние сроки сева следует от яровизации семян свеклы как агроприема воздержаться.

Третью группу составляют приемы предпосевной обработки семян при повышенной температуре (от 18 до 25°С) в течение 6—12 дней (Пинчук, 1937). Эти приемы, по существу, противоположны яровизации. Ведь пониженная температура, применяемая при яровизации, ускоряет стадийное развитие свеклы, а температура 18—25°С наиболее благоприятна для роста. Следовательно, опасность нежелательного стимулирования цветушности при подобных тепловых обработках семян свеклы отпадает. В семенах, подвергнутых воздействию повышенной температуры, в результате более интенсивного гидролиза крахмала и других биохимических процессов ростовые процессы протекают также более энергично (Максимович, 1940).

К этой группе методов можно отнести метод закаливания семян, обеспечивающий повышение засухоустойчивости растений (Генкель, 1946), и некоторые другие. Исследования А. С. Оканенко (1958) показали, что закаливание семян положительно сказывается и на фотосинтетической деятельности растений, вырастающих из семян. Однако в хозяйствах, сеющих сотни гектаров свеклы, подсушивать большие партии семян в течение 6—12 дней технически сложно. Поэтому для обеспечения широкого внедрения подобных методов в производство необходимо совершенствовать технику их применения, уточняя приемы заблаговременной (задолго до посева) обработки семян, техники высушивания и последующего хранения до посева.

Значительное распространение благодаря относительной простоте и эффективности получил метод предпосевного «пробуждения» путем кратковременного (в течение 1—1½ суток) выдерживания семян при повышенной температуре 18—27°С. Этот метод предложен П. Е. Ярошевским (1939); по своей биологической сущности и направленности он примыкает к третьей группе приемов.

Последняя, четвертая, группа методов предпосевной обработки охватывает приемы экстрагирования клубочков чистой водой или растворами различных солей (Толмачев, 1940; Исип, 1936; Бузанов и Задлер, 1939). По данным А. Е. Максимовича (1957), экстрактив-

ные вещества околоплодника клубочка сахарной свеклы на разных фазах прорастания семян обычно несколько задерживают процесс прорастания. Предварительное экстрагирование клубочков водой ускоряет только начало появления всходов, в дальнейшем они развиваются более растянуто. Из клубочков, не подвергнутых экстрагированию, всходы появляются позже, но значительно более дружно. Возможно, это происходит потому, что при недостатке питательных веществ в почве минеральная часть экстрактивных веществ околоплодника может быть использована проростками уже на первых фазах роста (Максимович, 1957).

Положительное влияние ряда приемов предпосевной обработки семян может проявиться не только в повышении продуктивности свеклы, но и в улучшении качественного ее состава, в частности в повышении сахаристости и снижении содержания азотистых веществ в корне (табл. 11).

Таблица 11

Влияние разных способов обработки семян на урожай и качество сахарной свеклы (по Маркович, 1939)

Варианты опыта	Вес растения при прореживании, *г*	Вес корня при уборке, *г*	Сахаристость, %	Содержание в корне, %	
				общего азота	небелкового азота
Контроль	3,44	395	15,4	0,348	0,234
Намачивание при 16—18°С в течение 2 дней	4,30	423	15,6	0,321	0,207
Яровизация при 5°С в течение 10 дней	4,54	469	16,2	0,293	0,185
Тепловая обработка при 18—25°С в течение 12 дней	5,38	476	16,2	0,299	0,187

Каждый из перечисленных приемов предпосевной обработки семян в той или иной степени стимулирует первоначальный рост и повышает урожай свеклы. Но эффективность отдельных способов различна в зависимости от особенностей каждого из них и от условий внешней среды. Поэтому при выборе того или иного приема предпосевной обработки семян необходимо предварительно испытать его в конкретных условиях данной зоны свеклосеяния с учетом особенностей комплекса условий (продолжительность светового дня, частота и степень весенних похолоданий, наличие суховеев и т. п.), а также влияния избираемого метода на биологические особенности стадийного развития и ростовых процессов свеклы (цветушность, холодостойкость, засухоустойчивость и т. д.). Нужно учитывать, кроме того, и биологические особенности отдельных сортов, в частности длительность стадий яровизации и световой. Исходя из сказанного, мы, например, не рекомендовали бы длительно яровизировать семена для фабричных посевов в условиях Прибалтики из опасения усилить цветушность свеклы.

На ряде других способов предпосевной обработки семян, связанных, в частности, с применением разнообразных стимуляторов или ионизирующих излучений (Келеберда, 1960), ввиду противоречивости получаемых при их применении результатов, мы здесь не останавливаемся.

ДИНАМИКА НАРАСТАНИЯ И УСЫХАНИЯ ЛИСТЬЕВ

Период жизни свекловичного растения от всходов до появления первой пары настоящих листьев называют фазой вилочки. Затем наступает фаза первой пары настоящих (розеточных) листьев, которые развиваются из почки, находящейся между семядолями. Далее появляется вторая пара, третья и т. д. Таким образом, в начальный период развития свеклы первого года жизни различают фазу прорастания, фазу вилочки, затем фазу 1, 2, 3, 4 и 5-й пар листьев. В дальнейшем, поскольку листья появляются не супротивно парами, а поодиночке и более раздельно, подобного названия фаз или стадий по парам листьев обычно не применяют.

Расположение листьев у свеклы спиральное и обычно соответствует формуле 5/13, угловое расхождение между двумя соседними листьями равно 138,5°. Такое расположение листьев нарушается только у относительно редко встречающихся растений свеклы с тремя семядолями. Признак трехсемядольности в потомстве до сих пор не удалось закрепить.

При условиях, относительно типичных для основных свеклосеющих областей УССР, семядоли появляются на поверхности почвы в среднем через 7—10 дней после сева. Размеры их невелики: ширина каждой семядоли составляет около 0,5—1,0 *см,* длина — 2—3 *см.* Живут они недолго: 15—20, а иногда 30 дней, и вскоре после развития третьей, четвертой пар настоящих листьев постепенно отмирают. Первые розеточные листья хотя и невелики (табл. 12), но значительно крупнее семядолей и резко отличаются от них и от последующих листьев по форме. Это связано с большой изменчивостью листовых пластинок и черешков и зависит не только от порядка появления листьев, но и от внешних условий, а также от сортовых особенностей свеклы. Форма, величина, долговечность, степень гофрированности листа весьма изменчивы (Орловский, 1931, 1948; Подборнов, 1959).

В полевых условиях 1-я пара настоящих листьев появляется дней через 8—10 после появления семядолей, т. е. через 16—20 дней после посева. Последующие листья образуются несколько неравномерно в течение всей вегетации. Так, по нашим наблюдениям, листья первого десятка появляются один за другим приблизительно через $2^1/_2$ дня; при этом 1-й и 2-й, а также 3-й и 4-й листья, развертывающими парами, образуются сразу один за другим. Листья второго десятка появляются в среднем через каждые $1^1/_2$ дня, от 21-го до 30-го — через 2 дня, от 31-го и далее — через $2^1/_2$ дня. Следовательно, с повышением среднесуточной температу-

Биологическая характеристика листьев сахарной свеклы на Украине

Номер листа	Появление листа				Период роста листа			
	календарный день		день после посева		в днях		в % от всего периода жизни	
	Киев	Иваново	Киев	Иваново	Киев	Иваново	Киев	Иваново
1	8/V	13/VI	16	17	19	19	73	71
3	12/V	20/VI	20	24	23	21	62	68
5	18/V	27/VI	26	31	28	22	61	56
10	29/V	10/VII	37	44	36	24	60	39
15	13/VI	20/VII	52	54	36	23	60	30
20	21/VI	29/VII	60	63	32	22	51	32
25	1/VII	9/VIII	70	74	31	21	51	37
30	10/VII	27/VIII	79	92	30	18	50	46
35	18/VII	20/IX	88	116	31	15	54	100

* Дата усыхания 15-го и последующих листьев в условиях Иваново приведена

ры, т. е. в середине вегетационного периода, листообразование происходит более интенсивно. В нечерноземной полосе РСФСР (Подборнов, 1959), а тем более в Сибири листообразование происходит медленнее. На Украине за весь вегетационный период (150—170 дней) свекловичное растение образует в среднем около 50—60 листьев, а отдельные растения до 90 и более. При этом у урожайных сортов листообразование происходит несколько интенсивнее, чем у сахаристых, особенно в первую половину вегетации (Орловский, 1931). Достигнув предельного размера, лист продолжает функционировать в выросшем состоянии, а затем начинает усыхать. Поздние листья к моменту уборки свеклы нередко не успевают достигнуть своего предельного размера.

Нарастание числа листьев, как и их общей площади, зависит от многих факторов: от температуры, влажности, плодородия почвы и, в частности, от видов удобрения. Так, по данным Т. А. Филатовой (1957), уже в начальных фазах роста увеличенные дозы азотного питания тормозили, а фосфорные удобрения, наоборот, стимулировали нарастание листового аппарата (табл. 13).

Динамика и продолжительность роста отдельных листьев далеко не одинаковы как по абсолютным величинам (в днях), так и по отношению периода роста к периоду существования листа, уже достигшего предельного размера. Самый короткий период роста — около 20 дней (в Киргизии около 30 дней) — наблюдается у листьев 1-й пары (табл. 12) и у листьев последнего десятка, наибольший период роста — у листьев второго десятка. Наименьшая интенсивность нарастания листовой пластинки свойственна первым двум парам листьев первого десятка. Наиболее интенсивно растут ли-

Таблица 12

и в нечерноземной полосе РСФСР (по Орловскому, 1952 и Подборнову, 1959)

Длительность жизни выросшего листа в днях		Дата усыхания		Средняя длительность жизни листа в днях		Площадь поверхности выросшего листа, $см^2$	
Киев	Иваново	Киев	Иваново	Киев	Иваново	Киев	Иваново
7	8	3/VI	10/VII	26	27	21	13
14	10	18/VI	21/VII	37	31	45	40
18	17	3/VII	5/VIII	46	39	120	98
24	38	28/VII	10/IX	60	62	288	340
24	54	12/VIII	(5/X)*	60	77	294	410
31	46	23/VIII	(5/X)*	63	68	255	300
30	36	31/VIII	(5/X)*	61	57	195	217
30	21	8/IX	(5/X)*	60	39	166	123
26	—	13/IX	(5/X)*	57	15	140	37

в скобках, так как жизнь этих листьев прервана уборкой.

стья от 5-го до 15-го (в условиях УССР). Темп роста этих листьев в 5—7 раз превосходит темп роста листьев 5-й пары (рис. 25 и 26). Характерно, что в то время как у листьев 1-й пары период роста составляет 60—70% всего времени существования листа, у последних (по порядку их образования) листьев этот период составляет лишь 30—40%, остальное время лист существует во взрослом состоянии. При этом листья сортов урожайного направления, по нашим данным, достигают окончательного размера скорее, чем у сахаристых сортов, однако листья последних несколько более долговечны во взрослом состоянии.

Начиная с июня наиболее старые листья постепенно усыхают. Продолжительность жизни листьев в зависимости от сроков их появления колеблется в значительных пределах: от 25 до 75 дней в

Таблица 13

Число листьев и площадь листовой поверхности на 25-й день вегетации (по Филатовой, 1957)

Вариант опыта	Общее число листьев	Суммарная площадь листовой поверхности, $см^2$
Контроль (NPK)	11	244
2 дозы N	9	79
2 дозы P	11	273
2 дозы NPK	10	122

(в Киеве). Меньше всего живут листья 1-й пары, а дольше всего листья от 15-го до 25-го, по порядку их появления. Длительность жизни листьев, закончивших рост, колеблется также значительно: от 6 до 40 дней в полевых условиях и от 6 до 60 дней в условиях вегетационного опыта.

Интенсивность усыхания листьев, естественно, возрастает к концу вегетации. Листья первого десятка усыхают с промежутком в

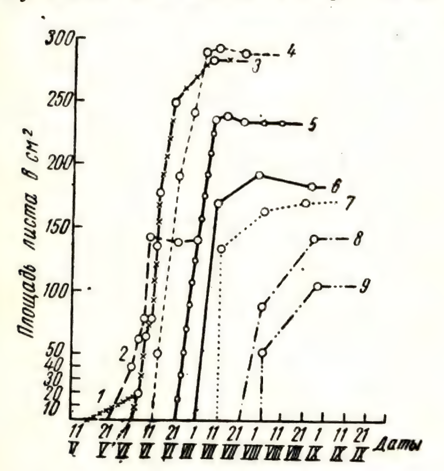


Рис. 25. Темп роста различных листьев:

1 — 1-й; *2* — 5-й; *3* — 10-й; *4* — 15-й; *5* — 20-й; *6* — 25-й; *7* — 30-й; *8* — 35-й; *9* — 40-й лист

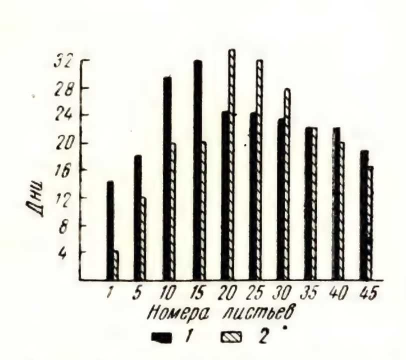


Рис. 26. Длительность роста и функционирования взрослых листьев сорта Уладовка:

1 — длительность роста; *2* — продолжительность периода жизни листа, закончившего рост

5—7 дней один после другого. Отмирание последующих листьев, по мере приближения осени, происходит быстрее. К концу вегетации листья последнего десятка (кроме срезанных при уборке) усыхают через 1—2 дня друг за другом, причем у сортов урожайного направления листья отмирают быстрее, чем у сахаристых (Орловский, 1928, 1931).

Разумеется, в зависимости от внешних условий (наличие или отсутствие засухи), а также под влиянием агротехнических приемов (прямоугольное или квадратное размещение растений) динамика образования и усыхания листьев в разные годы может несколько различаться. В отдельных районах свеклосеяния ход листообразования и отмирания листьев имеет специфические особенности. На Кубани, например, листья усыхают обычно быстрее, на северо-западе, наоборот, медленнее.

В этом отношении заслуживают внимания данные И. Ф. Бузанова (1960), подтверждающие более усиленное листообразование и усыхание листьев по мере продвижения с севера на юг.

Так, по данным И. Ф. Бузанова (1960), в Кирове (58°36′ с. ш.) за вегетационный период образуется в среднем 35 листьев, к уборке сохраняется 25,3, отмирает за период вегетации 9,7; в Киеве

(50°26′ с. ш.) соответственно — 42; 31,7; 10,3; в Ташкенте (41°21′ с. ш.) — 53; 35,0; 18,0.

На юге отмирает больше листьев, но и интенсивность листообразования там выше, и поэтому общее количество живых листьев больше на юге.

У отдельных взрослых листьев размер поверхности может быть очень различным, так же как и размер общей листовой поверхности всех листьев, функционирующих в данный момент на растении. Наименьшую листовую поверхность (около 30 *см*²) имеют каждый из двух первых листьев и последние по счету. Наибольшую поверхность имеют листья от 8-го до 20-го включительно. Их размер достигает 200—400 *см*², а в ряде случаев, в особенности в условиях орошаемого свеклосеяния, бывает больше. С продвижением с юга на север общая площадь листьев увеличивается (табл. 14).

Таблица 14

Площадь листовой поверхности сахарной свеклы за период вегетации в зависимости от географической широты местности (по Бузанову, 1960)

Пункты	Широта местности	Площадь листьев, *см*²
Ташкент	41°21′	1583
Одесса	46°28′	1900
Киев	50°26′	2024
Бийск	52°41′	2403
Киров	58°36′	2419
Пушкин	59°44′	2504

На динамику развития листового аппарата свеклы влияют не только климатические факторы разных зон свеклосеяния, но и агротехнические условия, в частности площадь питания растения (табл. 15).

Следовательно, при увеличении площади питания увеличиваются не только размер отдельных листьев и их количество, но в еще большей степени, особенно к концу вегетации, увеличивается общая листовая поверхность растения (Фрадкина, 1960; Игнатова, 1963).

На динамике нарастания листового аппарата сказываются особенности сорта свеклы.

Многолетнее изучение биологических особенностей листового аппарата большого числа сортов кормовой и сахарной свеклы урожайного, совмещенного (нормального) и сахаристого направлений показало, что в начале вегетации наибольшее количество листьев имеют кормовые и наименьшее — сахаристые сорта. К концу вегетации, наоборот, живых листьев меньше у кормовой свеклы. Усыхание листьев к концу вегетации наименее интенсивно проходит у

Таблица 15

Динамика листовой поверхности при разных площадях питания растения (по Николаенко, 1960)

Площадь питания растения, $см^2$	Дата	Площадь отдельной листовой пластинки, $см^2$	Общая листовая поверхность, $см^2$
45 × 20	2/VII	153	2067
	2/VIII	113	1644
	2/IX	70	1118
	5/X	49	702
44,5 × 44,5	2/VII	201	2834
	2/VIII	142	2178
	2/IX	93	1532
	5/X	66	1035

сахаристых, несколько интенсивнее — у урожайных и наиболее интенсивно — у кормовых сортов. Многолетние наблюдения показывают, что первые 10 листьев бывают наиболее крупными у сортов сахарной свеклы урожайного направления, последние листья крупнее у кормовой свеклы (Орловский, 1952).

Суммарная листовая поверхность всех живых листьев в течение вегетации значительно изменяется. Различен также темп нарастания и усыхания листьев у сортов разных направлений (табл. 16). Так, в начале вегетации наибольшая поверхность листьев наблюдается у кормовых, наименьшая — у сахаристых сортов. В середине вегетационного периода (в июле) происходит сближение соответствующих величин и даже «перекрест кривых» (рис. 27). К концу вегетации картина становится иной: наибольшую поверхность имеет листовой аппарат сахаристых и наименьшую— кормовых сортов.

Еще более значительные различия в величине листовой поверхности, весе корня и сахаристости имеются между разными форма-

Таблица 16

Динамика нарастания листовой поверхности у сортов свеклы разных направлений (по Орловскому, 1952)

Сорта	Площадь листовой поверхности, $см^2$				Вес корня, *г*	Сахаристость, %
	6/VI	21/VI	21/VII	1/IX		
Сахаристые	27±1,2	340	2957	2398	316	19,3
Совмещенные («нормаль»)	28±1,8	378	2828	2219	363	18,7
Урожайные	34±1,5	394	2985	2126	365	18,3
Кормовые	42±1,5	411	2912	1996	543	9,8

ми культурной свеклы — лиственной (Мангольд), столовой, кормовой и сахарной (табл. 17).

Таблица 17

Характеристика листового аппарата, веса корня и сахаристости разных форм культурной свеклы (данные ВНИС)

Сорта	Средняя продолжительность жизни листа, дни	Число листьев за вегетацию	Величина листа, *см²*	Суммарная ассимиляционная поверхность, *см²*	Вес корня, *г*	Сахаристость, %
Мангольд бразильский . . .	42	29	365	3500	149	8,9
Сахарная свекла Уладовская	48	42	165	2779	708	17,3
Полусахарная Вильморена . . .	46	42	155	2358	946	11,3
Кормовая Эккендорфская . .	42	41	146	2000	1102	7,0
Столовая Египетская	39	33	104	883	357	9,9

Суммарная величина листовой поверхности наибольшая у сорта Мангольд, наименьшая — у столовой свеклы. Сахарная свекла в этом отношении занимает промежуточное положение. Но по длительности жизни листьев, как и по их количеству, на первом месте стоит сахарная свекла.

Значительно, хотя и в меньшей степени, чем листья, варьирует величина листовых черешков. Так, по нашим данным, наиболее мелкие черешки (3—5 *см*) отмечены у первых листьев, несколько бо́льшие — у последних по порядку их появления, наиболее крупные черешки (до 12—18 *см*) — у листьев среднего яруса. При этом особенно длинные черешки встречаются у кормовой свеклы, а самые короткие — у сортов сахаристого направления (Орловский, 1952).

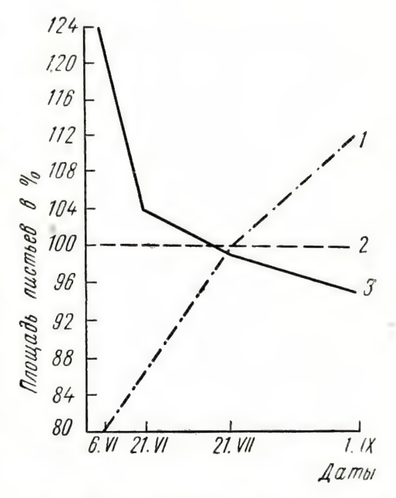


Рис. 27. Динамика нарастания листовой поверхности у свеклы разных сортов:

1 — сорта сахаристого направления; *2* — сорта урожайного направления; *3* — кормовые сорта.

Величина листовой поверхности сахарной свеклы урожайного направления для всех периодов учета условно принята за 100. Рост площади листьев остальных сортов выражен в процентах от этой величины

В начале вегетации вес листовых пластинок превышает вес черешков, к концу вегетации соотношение меняется: вес черешков значительно превышает вес пластинок. Изменение процентного отношения веса черешков к весу листовых пластинок в течение вегетационного периода выглядит следующим образом:

13/VII	79
23/VII	97
2/VIII	99
12/VIII	133
22/VIII	141
2/IX	141
12/IX	171
22/IX	189

Размер листовой поверхности, как и размер частей подземной массы свекловичного растения, значительно изменяется под влиянием внешних условий (влажность и особенности почвы, характер питательных веществ и их концентрация, температура, интенсивность и качество света), что, в частности, зависит и от площади питания каждого растения. Изменчиво также отношение между надземной и подземной частями свекловичного растения, в частности между весом черешков и листовых пластинок. Так, по данным наших исследований (Орловский, 1935), с увеличением влажности значительно возрастает вес надземной части свеклы, притом преимущественно за счет черешков. Следовательно, вес листовых пластинок по сравнению с весом черешков при увеличении влажности почвы снижается. Большая изменчивость отдельных частей свекловичного растения зависит от экологических условий выращивания свеклы и сказывается на последующих поколениях (Орловский, 1954; Бузанов, 1960; Фрадкина, 1960).

РОСТ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Еще в семени свеклы довольно отчетливо различают семядоли и зародышевый корешок, из которого в будущем развиваются корнеплод и мощная корневая система.

В корнеплоде свеклы различают головку, развивающуюся из эпикотиля, т. е. имеющую стеблевое происхождение, шейку, которая соответствует подсемядольному колену, расположенному между головкой и собственно корнем, и собственно корень, представляющий собой нижнюю часть корнеплода, заканчивающуюся так называемым хвостиком корня. Во взрослом корнеплоде сахарной свеклы головка составляет около 12—15% от всей длины корнеплода, шейка — 15—20%, а собственно корень — 65—75%.

Изучив более 100 образцов свеклы европейских и азиатских стран, мы (Орловский, 1952) обнаружили, что у разных форм культурной свеклы наблюдается разное соотношение (в процентах от общей длины) между отдельными частями корнеплода:

	Головка	Шейка	Корень
Сахарная свекла . . .	15	17	68
Кормовая свекла . . .	22	36	42
Столовая свекла . . .	26	21	53

Уже на ранних фазах роста свекловичного растения на центральном его корне образуются боковые корешки, усеянные на концах густой сетью корневых волосков. Боковые корешки, как правило, образуются только в области собственно корня, т. е. ниже шейки. Лишь изредка, например при очень глубокой заделке семян, корешки образуются и в области шейки (Кулешов, Рабинович, 1925). При этом боковые корешки возникают не по всей поверхности главного корня, а только двумя полосами по ортостихам, в плоскости расположения семядолей и первичной ксилемы. В этой же плоскости в дальнейшем в процессе линьки растрескивается первичная кора. Линька протекает обычно, когда свекла находится в фазе 2—4 пар листьев.

Разрастание корневой системы в стороны происходит медленнее, чем погружение центрального корня в почву. По данным В. В. Селихова (1927) длина корня увеличивается следующим образом:

На 20-й день после посева	15 *см*
На 30-й »	60 »
На 40-й »	90 »
На 68-й »	150 »

По данным Жирара (Girard, 1886), этот процесс выглядит так:

8/VI	65 *см*
19/VI	100 »
15/VII	145 »
10/VIII	180 »
5/IX	230 »
1/X	250 »

Подобный характер нарастания корневой системы подтверждают данные Уивера (Weaver, 1927) и А. С. Молостова (1928).

Следовательно, при достаточной проницаемости почвы и подпочвы корневая система может углубляться более чем на 2 *м*. По наблюдениям Г. П. Добряка на Фрунзенском пункте в Киргизской ССР, корни свеклы достигали глубины 3,5 *м* (цит. по Преснякову, 1958). В отдельных случаях центральный корень свеклы погружался до 6 *м*. Несомненно, что характер подпочвы, условия водного режима, питания и т. д. могут в значительной степени влиять на разрастание корневой системы вглубь и по горизонтали. Так, при повышенной влажности и затрудненной аэрации корневая система располагается преимущественно в верхних слоях почвы. При пониженной влажности почвы корни устремляются вглубь, к более влажным горизонтам, а сам корнеплод приобретает более заостренную, коническую форму.

В литературе имеются данные о преимущественном развитии корневой системы в горизонтах расположения удобрений, причем внесение минеральных удобрений непосредственно с семенами несколько замедляет углубление корневой системы. Внесение удобрения рядками, несколько глубже слоя семян или, еще лучше, несколько сбоку рядка, способствует более интенсивному росту кор-

Таблица 18

Динамика нарастания корневой системы по фазам роста сахарной свеклы (по Сирику, 1959)

Число дней от появления всходов	Общее число листьев	Длина главного корня, *см*	Нарастание корневой системы в % от максимума	Длина боковых корней верхнего яруса, *см*	Состояние корневой системы
5—10	Семядоли	10—16	0,5	—	Начало нарастания боковых корешков верхнего яруса
20	2—3	20—40	3	4—6	Нарастание боковых корешков верхнего яруса. Линька корня
30	5—6	44—60	8	10—12	Ветвление боковых корней верхнего яруса и усиленное их разрастание
40	8—9	75—84	18	13—14	Продолжение нарастания корней верхнего яруса
50	10—11	84—90	30	15—20	Нарастание корней нижнего яруса. Старение корней верхнего яруса. Окончание линьки корня
75	17—18	92—104	75	25—50	Усиление нарастания корней нижнего яруса. Прекращение роста корней верхнего яруса и их старение
120	24—30	110—120	89	—	Старение всех корней верхнего яруса. Начало старения корней нижнего яруса
150	30—50	130—150 и длиннее	97	—	Усиление старения корней нижнего яруса

ней в глубину и обеспечивает высокий урожай свеклы (Кузьмич, 1939). Фосфорные удобрения усиливают местное развитие корней в удобренных слоях почвы в меньшей степени, чем азотные (Соколов, 1947).

На начальных фазах роста свеклы корневая система развивается в стороны от главного стержневого корешка преимущественно лишь в самом верхнем горизонте почвы (2—9 *см*). По данным И. Г. Рождественского (1937), на этой глубине длина боковых корешков, отходящих в стороны от центрального корня, выражается следующими величинами: в фазе первой пары листьев — до 6 *см*, второй пары — до 9 *см*, третьей пары—до 14 и четвертой пары — до 16 *см*.

В более глубоких слоях (в тот же период) боковые корешки отходят от главного корня по радиусу на более близкие расстояния. Указанные величины в зависимости от характера почвы, ее плодородия и влажности, от температуры и других условий внешней среды и сортовых особенностей растений могут в той или иной степени меняться. В последующие периоды до самой уборки корневая система значительно развивается как в глубину, так и по горизон-

тали. Если принять всю массу корневой системы одного растения условно за 100%, то по отдельным месяцам она нарастает с такой примерно интенсивностью (Сирик, 1959):

Апрель—май	13%
Июнь	21%
Июль	28%
Август	21%
Сентябрь	14%
Октябрь	3%

В стороны, по горизонтали, корневая сеть свеклы первого года жизни разрастается к концу вегетации до 1 *м* (Молостов, 1928). Более подробные данные приведены в табл. 18.

Несмотря на значительное развитие сети корневой системы в почве, все же вес ее по сравнению с остальными частями растения очень невелик. Наилучшее развитие корневой сети наблюдается при более благоприятном сочетании водного режима и аэрации почвы. В связи с этим нужно больше уделять внимания облегчению доступа кислорода к корневой системе. Это достигается продольно-поперечными механизированными рыхлениями междурядий и в рядках при квадратном и квадратно-гнездовом способах размещения растений.

РОСТ КОРНЕПЛОДА, ЛИСТОВОЙ МАССЫ И НАКОПЛЕНИЕ САХАРА

РОСТ КОРНЕПЛОДА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОРТОВЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ И ОТ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

Различия между отдельными сортами по весу проростков наблюдаются уже с первых дней. Так, по нашим данным, уже на шестой день вес ростков урожайного сорта на 12% превосходил вес ростков сахаристого сорта. На разных этапах вегетации отдельные сорта различаются по интенсивности роста, в частности по степени затухания приростов к концу вегетации (один из признаков скоро- или позднеспелости). Прирост корнеплодов свеклы в течение вегетации мы учитывали путем измерения диаметра в области шейки и при помощи соответствующих пересчетов по вспомогательной таблице С. И. Кузьмича (1934) определяли их вес.

По нашим данным, сорта кормовые и сахарные урожайного направления имеют более высокие приросты корня в первые сроки учета. Корнеплоды сахаристых сортов хотя и сохраняют способность интенсивно расти в конце вегетации, но не успевают ко времени уборки обогнать по урожаю корней сорта урожайного направления (Орловский, 1934; Сербин, 1952). Лишь в районах с весьма длинным вегетационным периодом (Средняя Азия, Закавказье, Италия) позднеспелые сахаристые сорта по продуктивности приближаются к сортам урожайного направления. Продуктивность

повышается при поздних сроках уборки, при квадратном размещении растений и относительном усилении фосфорно-калийного питания.

В зависимости от внешних условий, в особенности от изменений температуры и влажности, ход роста свеклы может заметно отклоняться от нормы. В обычных, естественных условиях по мере приближения к концу вегетации приросты корня постепенно затухают (табл. 19).

Таблица 19

Динамика нарастания диаметра корня в зависимости от температуры и влажности (по Кузьмичу, 1934)

Месяцы	Прирост диаметра корня, *мм*				Сумма осадков, *мм*	Средняя температура, °С
	суточный	за 1 *ч* до полудня (с 7 до 13 *ч*)	за 1 *ч* после полудня (с 13 до 21 *ч*)	за 1 *ч* ночью (с 21 до 7 *ч*)		
VI (конец)	0,930	0,001	0,0510	0,053	2,4	20,2
VII	0,520	0,002	0,0260	0,031	81,7	19,2
VIII	0,413	0,005	0,0170	0,025	136,1	19,4
IX	0,121	—0,003	0,0070	0,009	10,1	15,8
X	0,069	—0,003	0,0030	0,007	22,9	9,5
XI	0,028	0,001	0,0002	0,002	87,6	3,6

В опыте 1934 г. более высокий прирост корня наблюдался в ночные, а не в дневные, часы. Это повторилось и в опыте 1936 г., но в 1931 г. дневные приросты корня были больше ночных. Мы полагаем, что подобные противоречия связаны с метеорологическими особенностями отдельных лет. По-видимому, ближайшей причиной более значительных дневных приростов была относительно более высокая влажность 1931 г. в противовес засушливости 1934 и 1936 гг. Особенно заметна положительная связь приростов корня с выпадением осадков при температуре не ниже 15°С.

Наблюдения С. И. Кузьмича (1934) и позднее С. С. Сербина (1952) показали, что корни, отстающие в росте в начале вегетации, во вторую ее половину растут обычно более интенсивно, но тем не менее в условиях Киева наибольшего веса к концу вегетации достигают, как правило, именно те, которые уже в начале вегетации выделяются большей величиной корнеплода. Однако особенности внешних условий в отдельные периоды вегетации, а также и биологические особенности сорта (его гидро- или ксерофитность и т. п.) могут заметно нарушить типичные закономерности роста корня. В качестве примера приведем наши данные, касающиеся наблюдений за дневными приростами диаметра корней у двух сортов — Уладовский и Янаш (последний, по нашим наблюдениям, менее устойчив против засухи) в течение июля и августа двух смежных, но относительно контрастных лет — 1935 и 1936 гг. (табл. 20).

Таблица 20

Суточные приросты корнеплода в зависимости от особенностей метеорологических факторов отдельных лет (по Орловскому. 1952)

Год	Сорт	Суточные приросты корнеплода				Средняя температура, °С		Количество осадков, *мм*	
		июль		август		июль	август	июль	август
		г	%	*г*	%				
1935	Уладовский . . .	1,90	100	1,90	100	17,2	18,6	63,7	56,7
	Янаш	1,20	100	0,66	55				
1936	Уладовский . . .	0,88	100	1,02	116	25,3	18,0	5,8	99,8
	Янаш	0,75	100	0,68	151				

Данные табл. 20 показывают, что в связи с повышенной влажностью августа 1936 г. по сравнению с июлем суточный прирост корня в августе был значительно более высоким, особенно у влаголюбивого сорта Янаш (151%), в то время как обычно в августе приросты в среднем несколько ниже, чем в июле. Характерно и то, что во время засухи в августе 1935 г. особенно снизился прирост, и именно у сорта Янаш как более уязвимого в этом отношении. Засуха и вызываемое ею привядание листьев обычно приводят к депрессии роста свеклы. По нашим наблюдениям, температура корнеплода вянущих экземпляров свеклы значительно (до 5°С и более) превышает температуру корнеплода не привядающих, т. е. более стойких к засухе растений, произрастающих на том же поле.

Таким образом, изложенная выше общая схема нарастания массы свекловичного растения, его корнеплода, надземной части и т. д. типична лишь для некоторых средних условий крупных зон свеклосеяния. Но в каждом конкретном случае, под влиянием специфических условий, возможны отклонения в динамике нарастания тех или иных органов растения. Следовательно, соответствующие агротехнические мероприятия должны быть направлены к тому, чтобы ослабить нежелательное влияние внешних факторов (недостаток или избыток влаги в почве, недостаточная аэрация, неправильное соотношение элементов питания и т. п.) и тем самым содействовать гармоничному развитию отдельных частей или органов растения и накоплению сахара.

В отношении оптимальных величин температуры и влажности, обеспечивающих наибольшие суточные приросты корня, имеются заслуживающие внимания данные М. Н. Копачевской (1939). Материалы, полученные ею в период с 20/VII по 15/X 1937 г. с помощью специальных ростомеров, систематизированы нами и приведены в табл. 21.

Данные таблицы показывают, что наибольшие приросты корнеплода наблюдаются при температуре около 20°С, при условии до-

Таблица 21

Суточные приросты корнеплода свеклы в связи с изменением температуры и количества осадков (по Копачевской, 1939)

Период наблюдений	Продолжительность периода в днях	Средний суточный прирост корнеплода, *г*	Средне-суточное количество осадков, *мм*	Средне-суточная температура воздуха, °С	Средняя величина испарения (по эвапарометру Вильда)	Гидротермический коэффициент
20/IX—4/X	15	0,53	0	14,3	2,20	0
20/VIII—19/IX и 5/X—14/X	41	0,97	2,60	15,2	1,80	0,71
21—25/VII и 11—15/VIII	10	1,55	2,14	21,4	3,80	1,00
6—10/VIII	5	2,60	5,50	18,5	1,50	0,30
26—31/VIII	6	3,10	6,40	19,1	3,00	0,33
15/VIII—16—20/VIII	10	3,20	7,75	19,2	1,65	0,40

статочного количества осадков и при относительно небольшом испарении.

Повышение температуры при усилении испарения и уменьшения количества осадков, наоборот, приводит к снижению приростов корня. Однако высокий показатель испарения еще не есть признак плохих условий роста. Когда свекла обеспечена влагой, а температура не превышает 30°С, интенсивный рост свеклы наблюдается и при значительном испарении. С другой стороны, в случае значительного снижения температуры прирост корня уменьшается даже при достаточном количестве осадков.

СВЯЗЬ МЕЖДУ ВЕЛИЧИНОЙ ЛИСТОВОЙ МАССЫ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Этот вопрос уже издавна привлекал к себе внимание и все же до последнего времени не получил исчерпывающего разрешения. Многие авторы (Ярошевский, 1925; Pack, 1930; Stehlik, 1956) утверждают, что между величиной листовой массы и урожайностью сахарной свеклы имеется положительная связь. Другие исследователи (Bartoš, 1909; Munerati, 1920), отмечают положительную корреляцию между величиной листовой массы и сахаристостью, а не урожайностью. Третьи (Schwalbe, 1929 и др.) вообще отрицают какую бы то ни было корреляцию между облиственностью и сахаристостью.

Подобная противоречивость литературных данных возникла, по-видимому, потому, что до недавнего времени эти явления изучались статически (чаще всего при уборке урожая) без учета динамики роста. Наши многолетние исследования (Орловский, 1928, 1934, 1952) динамики роста свеклы, проведенные более чем на

30 сортах, с достаточной отчетливостью показали, что бо́льшая относительная мощность развития листового аппарата в начале вегетации положительно связана с конечной урожайностью корня; наоборот, большая относительная мощность развития листовой поверхности в конце вегетации связана с его сахаристостью. Другими словами: на единицу веса корня в начале вегетации приходится больше листовой массы у сортов урожайных и кормовых, а в конце вегетации у сортов сахаристых. Соответствующие коэффициенты корреляции (r) выражаются при этом такими величинами:

r — между весом корня при уборке и листовой поверхностью в начале вегетации $= +0{,}70 \pm 0{,}15$;

r — между весом корня при уборке и листовой поверхностью в конце вегетации $= +0{,}19 \pm 0{,}29$.

Эта зависимость между мощностью развития листового аппарата на первых фазах роста и конечной продуктивностью свеклы наблюдается как между сортами, так и в пределах сортов (табл. 22 и рис. 27 и 28).

Таблица 22

Зависимость между облиственностью в начале вегетации и хозяйственными признаками при уборке (по Орловскому, 1952)

Сорта	Группы растений по мощности развития	Количество листьев на одно растение	Листовая поверхность на одно растение, $см^2$	Вес корня, г	Сахаристость, %	Сбор сахара на один корень, г
		6/VI		При уборке (IX)		
Сахаристый Кальникский . .	I	7	50	431	19,9	86
	II	6	21	292	19,7	58
	III	4	8	198	19,7	39
Урожайный Уладовский . .	I	7	86	456	18,2	83
	II	6	34	330	18,1	60
	III	4	12	260	17,9	46
Кормовой Арним Кривенский	I	7	74	949	7,8	74
	II	6	36	602	7,8	47
	III	5	16	388	9,0	35

При этом, как отмечает С. Е. Гомоляко (1957), у сортов урожайного направления клеточные оболочки способны сильно растягиваться, отчего размеры клеток увеличиваются; для сортов сахаристого направления характерны процессы энергичного деления клеток. Отмеченные общие закономерности динамики развития листового аппарата и связи ее с конечной продуктивностью свеклы мы наблюдали на группах сортов урожайного, совмещенного (нормального) и сахаристого направлений (Орловский, 1952). Эти наблю-

дения подтвердили последующие исследования В. П. Зосимовича (1952), С. С. Сербина (1955) и Г. С. Гродзинской (1958).

Из группы корней высокосахаристого сорта Янаш 1 мы отобрали три корнеплода: 1) с наиболее высоким содержанием сахара и наименьшим весом корнеплода, 2) с высокой сахаристостью и большим весом корня и 3) с низкой сахаристостью и большим весом корня. У каждого растения в течение вегетации учитывали нарастание листовой поверхности.

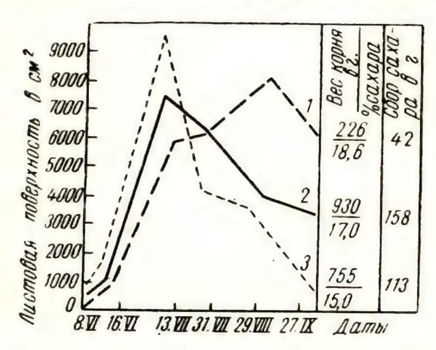


Рис. 28. Зависимость урожайности и сахаристости свеклы от динамики нарастания листовой поверхности:

1 — высокое содержание сахара и малый вес корнеплода; *2* — высокая сахаристость и большой вес корнеплода; *3* — низкая сахаристость и большой вес корнеплода

Данные рис. 28 свидетельствуют о том, что наиболее высокий сбор сахара наблюдается у растений с хорошо, но не чрезмерно развитой ботвой — растение № 2.

Распространять отмеченную зависимость между облиственностью и хозяйственными признаками как постоянную на все сорта и формы свеклы безотносительно к экологическим и другим условиям было бы неверно. Мангольд, имеющий громаднейшую листовую поверхность и ничтожный вес корня, является ярким исключением из правила. Тем не менее это не умаляет значения описанной закономерности применительно к сахарной свекле. Установление этой зависимости позволило теоретически обосновать целесообразность отбора при прореживании более здоровых, более облиственных растений, — прием, широко вошедший в практику свеклосеяния (Орловский, 1936). Это положение представляет практический интерес и в селекции, поскольку потомства, отобранные по большей мощности развития свекловичных проростков, более продуктивны в сравнении с исходным материалом (Орловский, Уманская, 1934). Значительную связь между развитием надземной и подземной частей свеклы и положительную роль этой связи для совершенствования селекционного процесса отмечают А. Е. Зайкевич (1889), А. К. Филипповский (1924), А. Л. Мазлумов (1950) и др. Мунерати (Munerati, 1920) пишет, что в начале XX в. свекловичное растение претерпело определенную перестройку в направлении большего относительного развития надземной массы, и это резко повысило продуктивность и особенно сахаристость свеклы.

Так, в 1897—1901 гг. отношение веса ботвы к весу корня равнялось 69, а сахаристость 14,8%, в то время как в 1912—1916 гг. эти показатели составили соответственно 82 и 17,6%.

В последние десятилетия зона свеклосеяния в СССР весьма расширилась. Метеорологические условия ряда новых зон свеклосеяния весьма различны: на Кубани лето засушливое, в Прибалти-

ке — влажное, в Средней Азии вегетационный период продолжается более 200 дней, в Сибири — около 100 дней и т. д. Понятно, что рост листьев, корнеплодов и накопление сахара в таких контрастных условиях будут протекать по-разному. Для иллюстрации этих процессов мы приводим данные некоторых опытных учреждений, расположенных в различных зонах свеклосеяния СССР (табл. 23).

Данные табл. 23 показывают, что во всех четырех зонах свеклосеяния нарастание массы листьев, корнеплодов и содержания сахара имеет общую закономерность. В то время как увеличение корнеплода и сахаристости происходит в течение всей вегетации до самой уборки, рост листовой массы, достигнув максимума примерно в августе, в дальнейшем постепенно снижается. В начале вегетации вес листьев в несколько раз превышает вес корня, а к концу вегетации вес ботвы обычно значительно уступает весу корня. Это типично для большей части районов свеклосеяния европейской части СССР и почти всей Центральной Европы. Но в каждом отдельном случае особенности роста растения в целом и отдельных его частей или органов могут значительно меняться в зависимости от внешних условий (состояния погоды, влажности почвы, соотношения удобрений, площади питания и т. д.) и от сортовых свойств свеклы. Так, на Кубани в связи с июльскими и в особенности августовскими засухами нередко почти полностью отмирает листовой аппарат и прекращается нарастание корнеплода, но осенью, после выпадения значительных осадков, ботва снова отрастает, и рост свеклы возобновляется (табл. 23, рис. 29). В подобных случаях иногда наблюдается скачкообразность в накоплении сахара в корне. Уменьшение сахаристости часто происходит вслед за вторичным отрастанием ботвы после засухи и церкоспорозом.

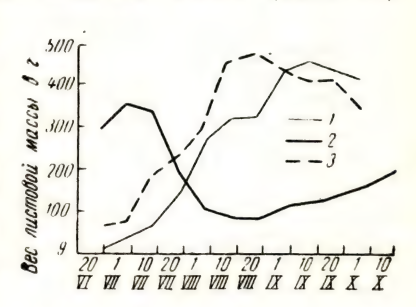


Рис. 29. Динамика нарастания листовой массы сахарной свеклы в разных зонах свеклосеяния:
1 — Алтайский край; 2 — Краснодарский край; 3 — Киевская область

В северных и северо-западных районах свеклосеяния, особенно в условиях достаточного увлажнения, листовой аппарат сохраняется дольше и даже к периоду уборки отношение веса ботвы к весу корня бывает примерно 1 : 1. В конце вегетации листовой аппарат свеклы функционирует весьма интенсивно за счет сохранения жизнедеятельности более старых листьев. Это обстоятельство, а также большая продолжительность летних дней на севере, отсутствие дневных перегревов листьев, обычных на Кубани и юге Украины, короткие и прохладные летние ночи, способствующие уменьшению расходования ассимилятов на дыхание, объясняют относительно высокую сахаристость свеклы северных районов. Для свеклы северных районов характерны замедленный рост листового аппарата и

Динамика нарастания веса корня, листьев и содержания сахара

Даты	Уладовская селекционная станция (УССР)				Первомайская селекционная станция (Краснодарский край)			
	вес, г		отношение веса ботвы к весу корня	содержание сахара, %	вес, г		отношение веса ботвы к весу корня	содержание сахара, %
	корня	листьев			корня	листьев		
1/VII	49	190	3,8	9,2	80	210	2,6	10,9
20/VII	114	283	2,5	11,8	145	230	1,6	14,4
1/VIII	214	361	1,7	13,8	181	204	1,3	14,7
10/VIII	281	372	1,3	15,9	212	203	0,9	15,7
1/IX	365	381	1,0	16,5	252	132	0,5	15,7
1/X	452	308	0,7	18,4	312	142	0,5	15,1
1/XI	—	—	—	—	352	155	0,4	15,4

корнеплода в начале вегетации (в связи с пониженной температурой) и, наоборот, бурный темп роста в июле — августе, когда устанавливается теплая погода (Ильинский, 1935; Орловский, 1952; Подборнов, 1959; Фрадкина, 1960). Интенсивное нарастание корнеплода и длительное сохранение относительно мощного листового аппарата до поздней осени наблюдаются в условиях поливного свеклосеяния в Средней Азии и Закавказье. И. Ф. Бузанов (1960) отмечает, что с уменьшением широты местности на 1° вес корня увеличивается приблизительно на 7,5%.

Данные Н. В. Николаенко (1960), полученные в Черновицкой области, характеризуют влияние агротехники (площадь питания и особенности размещения растений) на соотношение между весом корня и ботвы (табл. 24).

При увеличении площади питания возрастает продуктивность ассимиляционного аппарата. Это выражается в том, что на единицу листовой поверхности приходится бóльшая масса корня и большее содержание сахара, чем при загущенном стоянии свеклы (Фрадкина, 1960). В разреженных посевах свекла позднее созревает, поэтому уборку свеклы следует начинать в первую очередь в загущенных посевах. Особенности роста свеклы на разных площадях питания в Казахстане отражены в работе Н. Я. Игнатовой (1963).

На участках большинства передовиков-свекловодов, добившихся высоких урожаев, несмотря на относительно поздние сроки уборки (октябрь), свекла сохраняет много листьев. Высокая сахаристость свеклы на участках М. Ф. Пилипенко (19,9%), П. Т. Громийчук (19,0%) и некоторых других передовиков свидетельствует о том, что высокая облиственность не является признаком недозрелости свеклы.

Таблица 23

у свеклы в различных зонах свеклосеяния СССР (по Орловскому, 1952)

Бийская селекционная станция (Алтайский край)				Киргизская селекционная станция (Киргизская ССР)			
вес, *г*		отношение веса ботвы к весу корня	содержание сахара, %	вес, *г*		отношение веса ботвы к весу корня	содержание сахара, %
корня	листьев			корня	листьев		
7,2	51	7,3	4,4	70	245	3,5	9,9
66,0	228	3,4	9,4	314	673	2,1	10,0
122,0	302	2,4	11,9	446	728	1,6	10,5
175,0	342	1,9	13,7	564	846	1,5	11,3
252,0	347	1,3	15,9	802	793	1,0	14,1
294,0	307	1,0	17,7	850	744	0,9	15,5
—	—	—	—	855	738	0,8	18,3

Сохранить листовой аппарат можно путем сбережения в почве влаги и применения рациональной системы питания. Однако сохранение жизнедеятельности листового аппарата до конца вегетации свеклы отнюдь не должно идти в ущерб нарастанию массы корнеплода, что наблюдается преимущественно при неправильном питании растений. Так, например, усиленное азотистое питание способствует листообразованию, но может привести к недостаточному корнеобразованию, к понижению сахаристости и замедлению созревания свеклы. Кроме того, излишне мощный листовой аппарат, особенно в июле — августе, обусловливает большую трату воды, что может повести к нарушению водного баланса, отмиранию листьев, понижению урожая и даже сахаристости корней. Сохранения листового аппарата вплоть до осени нужно добиваться главным образом путем предупреждения преждевременного отмирания старых

Таблица 24

Динамика нарастания листовой поверхности корнеплода сахарной свеклы при различном размещении растений (средние данные за 1957—1958 гг.)

Даты	Обычное размещение		Квадратно-гнездовое		Квадратное (45 × 45 *см*²)	
	площадь листьев, *см*²	вес корня, *г*	площадь листьев, *см*²	вес корня, *г*	площадь листьев, *см*²	вес корня, *г*
2/VII	2067	124	2516	143	2834	223
2/VIII	1644	249	1949	256	2178	459
2/IX	1118	367	1180	385	1552	683
5/X	702	419	826	532	1035	807

листьев, в частности наиболее крупных и жизнедеятельных листьев второго десятка. Для этого необходимо обеспечить нормальный водно-воздушный режим при рациональном соотношении элементов питания.

Обращают на себя внимание показатели суточных приростов корня на полях передовиков-свекловодов. Они весьма значительны даже в последние месяцы вегетационного периода. Суточные приросты корнеплода в 10—14 *г*, которые наблюдались у М. Ф. Пилипенко, возможны только при рациональном комплексе агротехнических мероприятий, направленных на сохранение влаги в почве, и при правильном построении системы удобрений, обеспечивающих гармоничное сочетание роста листьев и корня и интенсивное сахаронакопление. Еще более высокие суточные приросты корнеплода (20—29 *г*) наблюдались у Героя Социалистического Труда О. К. Гонаженко (1950), собравшей при орошении по 1515 *ц/га* в 1949 г. и по 1633 *ц/га* в 1950 г. Уборку свеклы в 1950 г. Гонаженко провела 29—30/X при густоте насаждения около 100 тыс. растений на 1 *га* и сахаристости корней 17,1—18,6%.

ВЛИЯНИЕ ИСКУССТВЕННОГО УМЕНЬШЕНИЯ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ СВЕКЛЫ

В некоторых опубликованных работах указывается, что при частичном удалении листьев усиливается ассимиляционная деятельность оставшейся части листового аппарата и поэтому частичное удаление ботвы может быть даже полезным (Любименко, 1922, Кокина, 1930; Кокин, 1930). Однако многочисленные наблюдения свекловодов за полтора века разведения свеклы говорят об отрицательном влиянии удаления листьев в течение вегетационного периода.

Наши многочисленные опыты, проведенные не только во влажные, но и в засушливые годы, когда, казалось бы, уменьшение испаряющей поверхности могло быть полезным, показали, что уничтожение даже небольшого числа листьев (25—30% листовой поверхности), неизменно приводит к снижению продуктивности свеклы, особенно в отношении уменьшения урожая корней (Орловский, 1932); в той или иной степени снижалась и сахаристость. Наиболее пагубное влияние оказывает уничтожение первых листьев и семядолей у молодых растений: урожай корней снижается в 4—5 раз (табл. 25). Кормовые сорта и сорта сахарной свеклы урожайного направления при удалении листьев снижают урожайность в большей степени, чем сорта сахаристого направления. Установлено также, что во влажные годы урожай корней от уменьшения листьев снижается у всех сортов больше, чем в засушливые, так как в засуху мощно развитый листовой аппарат способствует более быстрому нарушению водного баланса растений.

Последующие опыты большинства исследователей подтверждают отрицательное действие частичного удаления листьев свеклы на ее продуктивность, в особенности на вес корнеплода (Drachovská,

Таблица 25

Влияние частичного уничтожения листьев на продуктивность сахарной свеклы (по Орловскому, 1932)

Варианты опыта	Вес корня, г	Сахаристость, %	Сбор сахара	
			г	% от контроля
Первый опыт				
Контроль	457	19,1	87	100
Первые листья удалены 20/VI	120	18,6	22	25
Точка роста удалена 20/VII	440	19,1	83	95
Второй опыт				
Контроль	327	19,1	62	100
Удалено 50 % листьев	283	18,9	53	86
Удалено 25 % листьев	293	18,9	56	89

Šandera, 1959; Drachovská, Novotny, 1960 и др.). В свете этого понятны причины снижения продуктивности свеклы, листья которой повреждены градом, вредителями (долгоносик, блоха) или болезнями (церкоспороз). При этом снижение урожая тем ощутимее, чем в большей степени и в более молодом возрасте повреждены листья. Это нужно учитывать при проведении междурядных обработок свеклы и в случае нужды применять ботвоотводители для предупреждения поломки листьев.

Таким образом, если даже допустить, что при частичном удалении листьев усиливается ассимиляционная деятельность оставшейся части листового аппарата (Любименко, 1922), то приходится признать, что это усиление, по-видимому, все же не компенсирует ущерба, причиняемого уничтожением или повреждением части листьев.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА СЕМЕННИКОВ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

На втором году жизни свекловичные растения, высаженные ранней весной после зимнего хранения в почву, вскоре образуют розетку листьев. Эти розеточные листья на первых фазах развития семенников по внешнему виду в значительной степени соответствуют морфологическому типу ботвы, наблюдавшемуся на первом году жизни растения. Но вскоре, примерно на 20—30-й день после посадки, начинается интенсивный рост цветоносных побегов. По морфологическим свойствам, в частности по размеру, листья, развивающиеся на стеблях, заметно отличаются от листьев прикорневой розетки. Чем выше ярус прикрепления, тем листья становятся

мельче и, наконец, переходят в прицветники, в пазухах которых расположены группы цветков, образующих впоследствии соплодия-клубочки. Цветение семенников начинается обычно на 40—50-й день после посадки в зависимости от условий года и происходит в старой зоне свеклосеяния УССР и РСФСР в середине июня, а в Закавказье, на Кубани, в Средней Азии и на юге Казахстана еще раньше. В связи с растянутостью периода цветения семена созревают разновременно. В то время как отдельные клубочки у основания цветоносных побегов могут быть уже зрелыми, на концах побегов встречаются еще едва распустившиеся бутоны. Продолжительность периода цветения различна по годам в разных районах. Это подтверждают обработанные нами результаты наблюдений Ивановской и Бийской опытно-селекционных станций и Джамбулского опорного пункта (табл. 26).

Таблица 26

Сроки цветения и созревания семенников в разных зонах свеклосеяния

Станция или пункт	Область, край	Цветение			Начало уборки	Период от конца цветения до уборки, дни
		начало	конец	продолжительность периода, дни		
Джамбулский	Джамбулская	26/V—2/VI	15/VI—1/VII	20—30	6/VII—20/VII	10—22
Ивановская	Сумская	20/V—16/VI	20/VI—20/VII	26—35	14/VII—1/VIII	10—24
Бийская	Алтайский	19/VI—3/VII	15/VII—5/VIII	20—46	5/VIII—7/IX	20—32

Посадка высадочных корнеплодов в Джамбулской области и в Киргизской ССР производится значительно раньше, чем на Украине, а на Украине раньше, чем в Алтайском крае. В таком же порядке различаются и сроки созревания и уборки семян.

Литература о росте корневой системы семенников еще более скудна, чем в отношении свеклы первого года жизни. По сведениям А. С. Молостова (1928), корни семенников достигают глубины 180 *см* и распространяются в стороны по радиусам до 120 *см*; по данным Ивановской опытно-селекционной станции, соответственно до 225 *см* в глубину и до 125 *см* по радиусу (табл. 27).

При этом, как видно из табл. 28, преобладающая масса корневой сети (около 70% от общего ее веса) располагается в полуметровом слое в глубину и на расстоянии до полуметра по радиусу. В опытах П. В. Карпенко (1953) корневая система семенников достигла глубины 226 *см*.

Интенсивность и глубина проникновения корней в нижележащие горизонты почвы и подпочвы изменяется в зависимости от типа, строения и влажности почвы, от глубины вспашки и задел-

Таблица 27

Проникновение корней семенников в глубину в ходе вегетации, по данным Ивановской станции

Число дней после посадки	Глубина проникновения корней, *см*	Фаза развития семенников
15	15	образование розетки
25	60	выход в стрелку
40	105	цветение
60	175	созревание семян
107	225	после уборки семян

ки удобрений. В условиях орошения корневая система семенников, по данным Фрунзенского пункта ВНИС, проникала вглубь на сравнительно рыхлых солончаковых почвах на 60—70 *см,* на слабо солонцеватых сероземах — на 80—85 *см* и на слабо осолоделых сероземах, несмотря на низкое стояние грунтовых вод (3—4 *м*), корни проникали не глубже 75 *см.*

В отличие от свеклы первого года жизни, корневая система семенников углубляется не одним главным стержневым корнем. Наоборот, у них как бы сразу углубляется несколько корней, причем корни у семенников продолжают расти даже и после срезания их надземной части при уборке семян. Однако при неблагоприятных условиях корневая система семенников углубляется очень мало и располагается преимущественно в верхних слоях (до 35—40 *см*). В связи с этим обеспеченность семенных растений влагой и водный

Таблица 28

Вес сухой корневой массы (по Товарницкому, 1927)

По глубинным горизонтам			В горизонтальном направлении на глубине 25 *см*		
глубина слоя, *см*	вес сухой корневой массы		расстояние по горизонтали от центрального корня, *см*	вес сухой корневой массы	
	г	% от корневой массы в метровом слое		*г*	% от корневой массы в метровом слое
0—25	2,73	34,3	0—25	1,29	48,7
25—50	2,72	34,1	25—50	0,60	22,6
50—75	1,98	24,5	50—75	0,57	21,5
75—100	0,54	7,1	75—100	0,19	7,2
0—100	7,97	100	0—100	2,65	100

режим их в течение вегетации значительно хуже, чем у свеклы первого года жизни.

По вопросу динамики нарастания массы корнеплода и надземной части семенников наиболее полные исследования проведены В. И. Товарницким (1927) в течение 1924—1929 гг. на Ивановской опытно-селекционной станции (табл. 29) и Уивером (1927) в США.

Таблица 29

Нарастание сырой массы семенников на одно растение в течение вегетации (по Товарницкому, 1927)

1924 г. засушливый, урожай семян 7,2 *ц/га*			1925 г. влажный, урожай семян 31,9 *ц/га*			1926 г. полузасушливый, урожай семян 12,5 *ц/га*		
даты взятия проб	вес корня, *г*	вес надземной части, *г*	даты взятия проб	вес корня, *г*	вес надземной части, *г*	дата взятия проб	вес корня, *г*	вес надземной части, *г*
8/V	187	—	4/V	333	—	10/V	391	—
28/V	188	33	15/V	333	66	4/VI	362	25
17/VI	196	137	1/VI	349	432	16/VI	358	115
7/VII	239	240	17/VI	393	774	30/VI	357	359
4/VIII	549	407	2/VII	402	1140	15/VII	389	427
			20/VII	449	1587	29/VII	440	535
			3/VIII	476	1104	12/VIII	543	691
			18/VIII	512	1062	26/VIII	637	563
			4/IX	569	745	9/IX	706	528

Эти данные показывают, что в зависимости от метеорологических условий, а также от величины высадочного корня к моменту посадки темп нарастания массы корнеплода и в особенности надземной части семенника (как и урожай семян) весьма различны. Очевидно, характер и темп роста высадочного растения и его отдельных частей резко отличаются от характера роста свеклы первого года (табл. 22).

Особенно быстро растут высадочные растения от начала стеблевания до цветения. В этот период, по данным Е. Н. Алексеевой (1946), семенные растения синтезируют за сутки в среднем на одно растение 4,3 *г* сухого вещества, а растение свеклы первого года жизни (в сравнимых условиях) — 2—2,5 *г*, т. е. почти вдвое меньше. Благодаря наличию в корнеплоде семенника значительного количества запасных веществ образование хорошо развитой розетки листьев у него происходит за 30—40 дней, в то время как на развитие примерно такой же листовой массы у свеклы первого года требуется 100—120 дней.

Более подробные сведения об изменении химического состава высадочных растений на протяжении вегетации имеются в многолетних материалах Рамонской опытно-селекционной станции (табл. 30).

Часто подымается вопрос о взаимосвязи между урожаем семян, с одной стороны, и весом корнеплода или сахаристостью — с дру-

Таблица 30

Изменение веса высадочных корнеплодов, содержания в них сахара и других веществ на протяжении вегетации (по Алексеевой, 1946)

Период вегетации	Содержание в высадочных корнеплодах											
	воды		сухого вещества		сахара		золы		мякоти		белковых веществ	
	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%
При посадке	205	100	64	100	46	100	1,5	100	16,5	100	2,4	100
Розетка	243	119	54	84	37	80	1,7	113	15,3	93	1,9	79
Стеблевание	263	128	49	77	30	65	2,5	167	16,5	100	1,4	58
Начало побурения клубочков	302	147	58	91	38	83	3,1	207	16,9	102	1,2	50
Уборка	261	127	64	100	40	87	3,2	213	20,8	126	—	—

гой. Анализ многочисленных данных показывает, что развитие общей массы семенного растения, как и урожай семян, обычно не имеет прямой связи с содержанием сахара в корне. Так, при одинаковом уровне урожая семян бывают весьма большие индивидуальные колебания в сахаристости высадочных корней, и наоборот.

Между весом высадочного корнеплода и его семепродуктивностью безусловно существует прямая зависимость: при прочих сравнимых условиях более крупные корни дают обычно и более высокий урожай семян (Адаменко, 1949). Однако более молодые корни от свеклы летнего срока посева дают нередко более высокий урожай семян по сравнению с более крупными корнями весеннего посева (Севостьянов и Гринберг, 1957). Причины относительно более высокой семепродуктивности даже небольших по размеру корней летне-осенних сроков посева не выяснены. Возможно, корни летнего посева сахарной свеклы, как и клубни картофеля при летней посадке, стареют в меньшей степени, чем при весенней посадке, а потому и растут интенсивнее.

Большого внимания физиологов и семеноводов заслуживает так называемый безвысадочный или беспересадочный способ выращивания свекловичных семян, разработанный для условий Средней Азии В. П. Зосимовичем (Гомоляко, Зосимович, Оканенко, 1957) и В. Ф. Чеболдой (1963). Метод заключается в том, что свеклу высевают летом или весной под покров ячменя и на первом году жизни не выкапывают, а оставляют зимовать без прореживания. Непрореженная свекла отличается ксероморфной структурой, в особенности при преобладании фосфорно-калийных удобрений. В условиях относительно мягкого климата она зимует обычно вполне удовлетворительно. За осенне-зимний и ранневесенний период все растения полностью проходят стадию яровизации, рано весной трогаются в рост, дружно дают цветоносные побеги, хорошо плодоносят, и семенники у них созревают несколько раньше, чем семенники

обычной (высадочной) культуры. Урожай семян при этом в большинстве случаев не ниже, чем у обычных высадков, а затраты труда на выращивание семян меньше почти в два раза (Overpeck, 1928; Адаменко, 1949; Гомоляко, Зосимович, Оканенко, 1957; Пресняков, 1958; Чеболда, 1963). Однако если при посеве маточной свеклы можно получить с 1 *га* выход посадочных корней на 3—4—5 *га* семенников, то при безвысадочном выращивании семена получаются точно с той же площади, на какой посеяны маточные семена. Следовательно, в этом случае значительно увеличивается потребность в элитных семенах, а коэффициент размножения их снижается. Кроме того, при понижении температуры более чем до —20°С, в отсутствие снежного покрова, возможна полная гибель растений. В связи с этим безвысадочное выращивание семян сахарной свеклы распространено только в странах с более мягкими зимами: США, Италия, Югославия, Франция, Канада и др. (Орловский, 1957).

О СПЕЛОСТИ СВЕКЛЫ

Вопрос о спелости сахарной свеклы и о различиях ее сортов по этому признаку — весьма сложный и запутанный (Орловский, 1936). Противоречивость мнений объясняется несколькими причинами. Во-первых, проявление спелости у свекловичного растения (к тому же двулетнего) значительно многостороннее и сложнее, чем у многих других растений — зерновых, картофеля, капусты и т. д. Во-вторых, сложность вопроса усугубляется большой пластичностью свекловичного растения и его сильным реагированием на изменения внешних условий (почва, влага, удобрение, длина вегетационного периода, длительность светового дня и т. д.). В-третьих, тем, что разные авторы по-разному определяют спелость свеклы, в особенности на первом году ее жизни.

Перейдем к рассмотрению спелости свеклы с различных точек зрения: ботанической, биологической, технической и производственно-хозяйственной.

Начнем с ботанической спелости. Ее связывают с созреванием семян (Roemer, 1927). Ботаническая спелость сахарной свеклы в естественных условиях выращивания наступает обычно на втором году развития. Резких различий между сортами сахарной свеклы отечественной селекции в отношении ботанической спелости установить не удалось (Шелехов, 1932). Можно лишь отметить относительную скороспелость отдельных сортов Бийской и Рамонской опытно-селекционных станций в противовес ряду сортов Льговской и Уладовской станций. В большей степени выражена, по нашим наблюдениям, позднеспелость семенников длинностадийных сортов немецкого, бельгийского и шведского происхождения (сорта Клейнванцлебен, Х. Е. и Гиллесхо). Особенно это заметно при посадке семенников длинностадийных сортов через ряд с сортами бийской или рамонской селекции при проведении межсортовых скрещива-

ний. В годы с более коротким вегетационным периодом в Западной Сибири часть семенников сортов фирмы Клейнванцлебен полностью не вызревает. В случае «цветухи» ботанической спелости свекла достигает на первом году жизни; «упрямцы» созревают лишь на третьем году жизни.

Применительно к свекле первого года жизни понятие спелости весьма условно. В литературе можно встретить упоминания биологической, физиологической, технической, уборочной и сельскохозяйственной спелости (Ремер, 1930; Якушкин, 1947). Остановимся сначала на введенном нами понятии биологической спелости.

Под биологической спелостью свеклы первого года жизни мы понимаем явление постепенного затухания жизненных процессов в растении, наступающее в обычных условиях культуры к концу вегетационного периода в связи с похолоданием, укорочением дня и т. д. Наступление биологической спелости проявляется прежде всего в интенсивном отмирании более старых листьев, в постепенном замедлении нарастания массы корнеплода и накопления сахара, уменьшении содержания воды в корне, изменении химического состава листьев и корня, уменьшении в нем содержания золы, а также, в частности, в распаде белковых веществ в плазме листьев и миграции продуктов распада в корень (Орловский, 1936).

Мы подчеркиваем, что о биологической спелости можно говорить лишь в отношении свеклы, произрастающей в естественных условиях, поскольку при искусственно созданных условиях, например при относительно повышенной температуре в теплице, свекла может расти в течение нескольких лет, не переходя к стеблеобразованию (Толмачев, 1940). Поэтому не прав Ремер (1930), который считает, что рост сахарной свеклы заканчивается к определенному времени, когда резервные материалы для второго года жизни накоплены. Известно, что из корнеплодов весом в 30—50 *г* можно получить относительно полноценные семенники.

Тем не менее, поскольку к концу вегетации свеклы первого года жизни изменения в динамике ряда процессов, действительно имеют место, и притом у разных сортов в различной степени, постольку есть основания говорить о различном проявлении спелости отдельных сортов. Анализ наших многолетних опытов (Орловский, 1926, 1936, 1958), а также данных многих отечественных и зарубежных исследователей более чем за шестидесятилетний период позволяет нам утверждать, что скороспелость или позднеспелость какого-либо сорта свеклы по одному из его свойств, например по динамике нарастания корнеплода, обычно не связана со скороспелостью по другому признаку, например по сахаристости и т. п. Следовательно, свойство скороспелости (или позднеспелости) нельзя приписывать тому или иному сорту исходя только из принадлежности его к определенному направлению (урожайное, сахаристое и т. п.), т. е. в зависимости от степени сочетания в нем признаков — урожайности и сахаристости. Некоторые физиологические признаки, характеризующие наступление спелости, могут быть в той или иной мере связа-

ны между собой: например, листоусыхание с миграцией азотистых веществ и т. п.

В литературе, в особенности технологической, встречается термин «техническая спелость свеклы», под которым не всегда понимается одно и то же. Некоторые авторы (Ремер, 1930) понимают под этим достижение свеклой наивысшей сахаристости. Обычно под технической спелостью понимается сочетание наивысшей сахаристости с наивысшей доброкачественностью. Но ведь далеко не всегда высокая сахаристость сочетается с высокой доброкачественностью. Зачастую сорта урожайного направления отличаются более высокой доброкачественностью, нежели сахаристые (Якушкина и Рубин, 1928). Часто техническую спелость смешивают с хозяйственной (Карпенко, 1953), чего не следует допускать, так как это разные понятия. В противоположность технической спелости И. В. Якушкин (1947) под сельскохозяйственной спелостью понимает показатель «наивысшего веса корня». Мы считаем, что понятие технической, как и хозяйственной, спелости нуждается в дальнейшем уточнении.

Учитывая выдвигаемые предложения об использовании в свекловичных хозяйствах одновременно двух сортов свеклы: одного для ранней, а другого для более поздней уборки, мы считаем целесообразным ввести понятие «производственно-хозяйственной спелости» (Орловский, 1936).

Скороспелым сортом с производственно-хозяйственной точки зрения мы называем такой сорт, который по сравнению с другими при раннем сроке уборки дает с единицы площади наиболее высокий сбор сахара. Дифференциацию сортов в отношении производственно-хозяйственной спелости нетрудно установить в госиспытании, введя уборку свеклы в два или три срока. Правда, не всегда производственно-хозяйственная скороспелость (или позднеспелость) совпадает с биологической, поскольку последняя учитывает динамику процессов, т. е. темпы затухания приростов или изменений отдельных показателей свекловичного растения (сахаристость, урожайность, листоусыхание и т. д.). Ярким примером этого могут служить данные Немерчанской станции (табл. 31).

Так, с биологической точки зрения в данном случае наиболее скороспелым по признаку корнеобразования является сорт 5960. У него уже к первой уборке почти прекратилось нарастание корнеплода, а у сорта 2982, наиболее позднеспелого по этому признаку, прирост корня ко второму сроку копки оказался наибольшим. Но этот же сорт 2982 оказался наиболее скороспелым по сахаристости, так как у него за период от первой до второй копки был наименьший прирост содержания сахара. По признаку затухания приростов сбора сахара наиболее скороспелым является, конечно, сорт 5960.

Таким образом, в данном случае с производственно-хозяйственной точки зрения один и тот же сорт (6282) оказался и ранне- и

Таблица 31

Продуктивность сортов сахарной свеклы при разных сроках уборки (по Орловскому, 1936)

№ сорта	Уборка 20/IX			Уборка 10/X			Прирост ко второму сроку уборки		
	вес корня, г	сахаристость, %	сбор сахара, г	вес корня, г	сахаристость, %	сбор сахара, г	вес корня, г	сахаристость, %	сбор сахара, г
5960	414	17,6	72,9	417	19,7	82,1	101	112	113
6282	433	17,6	76,4	480	19,8	95,0	111	113	124
2982	377	18,4	69,4	469	19,9	93,3	124	108	134

позднеспелым, поскольку и к первому и ко второму сроку уборки он дал наибольший сбор сахара. Проведенный нами анализ большого количества отечественных и зарубежных материалов показал, что сорта, оказавшиеся наиболее продуктивными по сбору сахара в ранние сроки уборки, во многих случаях были более продуктивны и при поздней уборке (Орловский, 1936).

В последние годы селекционные станции были заняты выведением более скороспелых сортов для Сибири и более позднеспелых для Северного Кавказа и Средней Азии. Однако до настоящего времени не удалось получить достаточной дифференциации сортов по этим признакам. Поэтому на опытно-селекционных станциях по разработанной нами программе с 1957 г. проводится изучение степени скороспелости современных перспективных сортов сахарной свеклы (Орловский, 1958). Для иллюстрации полученных результатов остановимся на данных Рамонской, Бийской и Первомайской опытно-селекционных станций (табл. 32).

По результатам сортоиспытания Рамонской станции по темпам затухания приростов сбора сахара наиболее скороспелым следовало бы считать сорт Янаш 1. Сорт Р 06, наоборот, от первого ко второму сроку уборки дал наибольший прирост сбора сахара (36%) и, таким образом, в данном наборе сортов оказался наиболее позднеспелым. Однако, руководствуясь производственно-хозяйственными соображениями, по результатам испытания наиболее выгодным для обоих сроков уборки нужно признать сорт В 038, давший в оба срока наивысший сбор сахара с гектара. От использования одного, а не двух сортов в одном хозяйстве или районе выигрывает не только производство, но и семеноводство, работу которого всегда осложняет многосортность. На большинстве опытно-селекционных станций УССР в аналогичных опытах сорт, занявший первое место по сбору сахара при ранней уборке, оказался рекордистом и при втором сроке уборки свеклы.

Несколько иное положение складывается в Западной Сибири (Бийская станция) и на Кубани (Первомайская станция). В усло-

Таблица 32

Продуктивность сортов сахарной свеклы при разных сроках уборки (по Орловскому, 1958)

Сорт	Уборка 17/VIII			Уборка 25/IX			Прирост ко второму сроку уборки, %		
	урожай корней, ц/га	сахаристость, %	сбор сахара, ц/га	урожай корней, ц/га	сахаристость, %	сбор сахара, ц/га	урожай корней	сахаристость	сбор сахара
Рамонская станция									
В 038	343	16,6	56,9	392	19,7	77,2	114	119	136
Р 023	336	16,9	56,8	366	20,1	73,6	109	119	130
Р 06	345	16,3	56,2	390	19,6	76,4	113	120	136
В 031	314	17,1	53,1	340	19,9	67,7	108	116	128
М 2	328	16,0	52,5	369	19,2	70,8	113	120	135
Бета 1	294	16,5	48,5	342	19,2	65,7	116	116	135
Янаш 1	245	19,0	46,6	268	21,9	58,7	109	115	126
Первомайская станция									
	Уборка 4/IX				Уборка 24/X				
Р 06	430	15,7	67,4	488	15,8	77,1	113	101	114
П 028	390	17,0	66,1	457	18,0	82,3	117	106	125
Бийская станция									
	Уборка 1/IX			Уборка 10/X					
Б 742	322	15,6	50,2	393	18,4	72,3	122	118	144
М 2	294	15,8	46,5	413	17,8	73,5	141	113	158

виях Кубани с ее длинным вегетационным периодом, частым и сильным развитием церкоспороза сформировались более позднеспелые сорта, которые по сбору сахара и по сахаристости при поздней уборке превосходят сорта других, более северных станций и, в частности, известный сорт Р 06 (табл. 32). В Западной Сибири в результате искусственного и естественного отбора (последний селекционеры подчас недооценивают) сформировались сортовые популяции более скороспелые, чем, например, сорт М 2 западноевропейского происхождения.

Приведенные материалы в значительной степени объясняют трудность дифференциации сортов сахарной свеклы по степени их

скороспелости, подчеркивают относительную условность употребляемой терминологии и противоречивость литературных данных. В свете изложенного нельзя согласиться с утверждением Т. Ремера (1927, 1930), считавшего, что сахаристые сорта всегда ранние, а урожайные — поздние. Это может быть справедливо лишь в одном отношении, в отношении показателя процентного содержания сахара, который у сахаристых сортов к моменту ранней уборки выше, чем у урожайных. Если оценивать скороспелость или позднеспелость сортов урожайного и сахаристого направлений не по одному признаку, а более всесторонне, с точки зрения производственно-хозяйственной (наивысший сбор сахара ко времени уборки) или с биологической (динамика усыхания листьев, миграция азотистых веществ и т. д.), то сорта урожайного направления с полным основанием можно называть более скороспелыми, чем сахаристые. Этот вывод подтверждают и результаты работ Б. А. Рубина и О. В. Фениксовой (1929).

Итак, изучение ростовых процессов у разных форм, сортов и биотипов сахарной свеклы дало возможность: а) установить ряд закономерных связей в нарастании надземной и подземной частей свеклы, листового аппарата, с одной стороны, и веса корня и его сахаристости — с другой; б) установить преобладание у сортов урожайного направления явлений растяжения оболочек клеток и их относительную крупноклетность в противоположность сортам сахаристого направления, у которых преобладает процесс деления клеток; в) разработать пути повышения продуктивности свеклы (в сочетании с повышенной сахаристостью) путем отбора более мощных ростков при прореживании и браковки (в селекции и семеноводстве) малооблиственных биотипов в конце вегетации; г) уточнить понятия ботанической, биологической и производственно-хозяйственной спелости свеклы и пути выведения сортов, более пригодных для районов свеклосеяния с коротким и длинным вегетационным периодом.

Сочетание факторов, благоприятствующих усиленному росту свеклы и сахаронакоплению, в частности факторов, поддающихся регулированию человеком (аэрация, питание, частично водный режим), должно быть направлено на получение дружных мощных всходов, на развитие мощной корневой системы, интенсивно углубляющейся в нижние слои почвы и подпочвы, на возможно большее разрастание корнеплода и длительное сохранение жизнедеятельности неувядающей листовой массы. Предотвращение преждевременного отмирания жизнедеятельной листвы, в особенности листьев второго десятка, способствует более интенсивному сахаронакоплению и повышению сборов сахара.

Ростовые процессы семенных растений до настоящего времени изучены меньше, чем у свеклы первого года жизни. Исследования в этом направлении должны быть продолжены и углублены, так как без всестороннего изучения процессов роста свекловичного растения на протяжении полного двулетнего цикла его развития, без

углубленного познания взаимовлияния надземной и подземной частей в зависимости от внешних факторов (температуры, влажности, питания, освещения и т. д.) невозможно овладеть приемами активного и рационального управления накоплением сахара, урожаем корней и семян высокого качества.

ЛИТЕРАТУРА

Адаменко Ф. И. Сах. пром., 1949. 3. Алексеева Е. Н. Тр. Рамонск. опытно-селекц. станции, **4**, Воронеж, 1946. Бузанов И. Ф. Агрофизиологические особенности сахарной свеклы в разных климатических условиях. Киев, 1960. Бузанов И. Ф. и Задлер В. В. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1937 г.». Л., Пищепромиздат, 1939. Воронова А. Е. Выступление на всес. совещании работников с.-х. науки. Сельхозгиз, 1957. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиол. раст., **5**, I, М.— Л., Изд-во АН СССР, 1946; Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1956. Гомоляко С. Е. Тр. ВНИС, **35**. Киев, 1957. Гомоляко С. Е., Зосимович В. П. и Оканенко А. С. Тр. ВНИС, **35**. Киев, 1957. Гонаженко О. К. Как я завоевала мировой рекорд урожайности сахарной свеклы. Алма-Ата, 1950, Гродзинская Г. С. Научн. тр. ВНИС, **40**. Киев, 1958. Задлер В. В. Качество семян сахарной свеклы как фактор урожайности. Киев, 1952. Зайкевич А. Е. Зап. Киевск. отд. Русск. техн. о-ва по сах. пром. Киев, 1889. Зосимович В. П. Селекция и семеноводство, 1952, 9. Игнатова Н. Я. Формирование урожая сахарной свеклы. Алма-Ата, 1963. Ильинский Б. И. Сов. сахар, 1935, 4; Ісип І. І. Буряківництво, 1936, 2. Карпенко П. В. Семеноводство сахарной свеклы. М., Сельхозгиз, 1953. Келеберда Г. Г. Вісник с.-г. науки 1960. І. Кокин А. Я. Тр. Укр. ин-та прикл. бот., Харьков, 1930. Кокина С. И. Тр. Укр. ин-та прикл. бот. 1930, **I**. Копачевская М. Н. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1937 г.». Л., Пищепромиздат, 1939. Кузьмич С. И. Научн. зап. по сах. пром. 1934, **10**; Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1937 г.». Л., Пищепромиздат, 1939. Кулешов Н. Н. и Рабинович В. М. Вісті Харк. с.-г. ін-ту, 1925. Любименко В. Н. и Петелина А. Изв. Гл. бот. сада, 1922, **21**, 2. Мазлумов А. Л. Селекция сахарной свеклы. М., Сельхозгиз, 1950. Максимович А. Е. В кн.: «Свекловодство», **I**, Киев, 1940; Тр. ВНИС, **35**. Киев, 1957. Маркович Л. Л. Научн. зап. по сах. пром., 1939, **I**. Молостов А. С. Зап. маслівск. технікуму, 1928, **3**, 2. Николаенко Н. В. Особенности сортов сахарной свеклы при различных способах возделывания в условиях Черновицкой области. Одесса. 1960. Оканенко А. С. В сб.: «Свекловодство», **I**. Киев, 1940; Тр. ВНИС, **38**. Киев, 1958. Орловский Н. И. Зап. Київськ. с.-г. ін-ту, 1926, 2; Тр. Научн. ин-та селекціі, **4**. Киев, 1928; Научн. зап. по сах. пром., 1931, **12**, 1—2, Научн. зап. по сах. пром., 1932, **21—22**; ДАН СССР, 1934, **3**, 8; Научн. зап. по сах. пром., 1935, агрон. 4; Научн. зап. по сах. пром., 1936, 3; Селекция и семеноводство, 1948, 6; Основы биологии сахарной свеклы. Киев, 1952; Агробиология, 1954, I; «Сб. иностранной с.-х. информации», 1957, 7; Сах. свекла, 1958, **7**. Орловский Н. И. и Уманская Л. В. Научн. зап. по сах. пром., 1934, 3—4. Пинчук В. Д. Сахар, 1937, 2. Подборнов В. С. Агробиология, 1959, 3. Пресняков П. В. Сб. «Вопросы агротехники сахарной свеклы в Киргизской ССР». Фрунзе, 1958. Ремер Т. Свекловодство. М., Гостехиздат, 1930. Рождественский И. Г. Буряківництво, 1937, 8. Рубин Б. А. и Фениксова О. В. Журн. сах. пром., 1929, 7—8; Сб. «Свекловодство», **I**, Киев, 1940; 1951, **II**; 1959, **III**. Севостьянов С. П. и Гринберг С. А. Агробиология, 1957, 6. Селихов В. В. Бюлл. Ивановск. опытно-селекц. станции, 1927, **2**; Сб. «Свекловодство», **II**. Киев, 1940. Сербин С. С. Селекция и семеноводство, 1952, 2; Вопросы агротехники и селекции сахарной свеклы. Сельхозгиз, 1955. Сірик П. О. Наук. прац. Укр. досл. ін-ту землеробства, 1959, 9. Соколов А. В. Распределение питательных веществ в почве и урожай растений. Сельхозгиз, 1947. Товарницкий В. И. Бюлл. Ивановск. опытно-селекц. станции, 1927, I. Толмачев И. М. В сб.: «Свекловод-

ство», I. Киев, 1940. Филатова Т. А. Тр. ВНИС, **35**. Киев, 1957. Филипповский А. К. Тр. Мироновск. опытн. станции, 1924, **I**. Фрадкина Д. Л. Сах. свекла, 1960, 2. Чеболда В. Ф. Односемянная свекла в Чуйской долине. Фрунзе, 1963. Шелехов Н. Н. Тр. Первомайск. опытно-селекц. станции, 1932. Якушкин И. В. Сов. сахар, 1930, **10**; Растениеводство. М., Сельхозгиз, 1947. Якушкина О. В. и Рубин Б. А. Сб. «ССУ Сахаротреста», 3. Киев, 1928. Ярошевский П. Е. «Селекційний вісник», 1925, 2; Научн. произв. зап. по свекл. произв., 1939, 1. Bartoš V. Blät. f. Zuckerübenbau, 1909, s. 93. Drachovská M., Novotný V. Listy cukrovarnicke, 3. Praha, 1960. Drachovská M., Šandera K. Fysiologie cukrovky. Praha, 1959. Girard A. Ann. l'Inst. agr. **X**. Nancy, 1886. Haberlandt F. Versuche über die Einfluss der Agricultur chemie, 1860. Munerati O. Observationi e reserche sulla barbabietola da Zuckero. Roma, 1920. Overpeck I. C. Seed production from sugar beets overwintered in the Fieeds U. S. Dept. Agr. Circ., 1928, **20**. Pack D. A. J. of Agric. Research, 1930, **40**, **6**. Roemer T. Handbuch des Zuckerrubenbaues. Berlin, 1927. Schwalbe B. Landwirtsch. Jahrbücher, 1929, **48**, 4. Stehlik V. Pestovani Rostlin. Praha, 1956. Weaver J. Root development of field crops. L., 1927.

РАЗВИТИЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

В первый год жизни сахарная свекла образует вегетативные органы и лишь на второй год приступает к репродукции. В это время в клетках меристемы точки роста стебля происходят качественные изменения протоплазмы, обусловливающие стеблеобразование, цветение и плодоношение. Такой цикл развития типичен для сахарной свеклы. Однако в производственных условиях встречаются отклонения от нормального развития или в сторону ускорения, как это бывает в случаях цветухи, или в сторону замедления, как это можно наблюдать на высадках корней свеклы, не образующих семян, — «упрямцах».

В полевых условиях наблюдается большое разнообразие в состоянии развития отдельных растений сахарной свеклы. Это разнообразие обусловлено качеством биотипов, входящих в состав сорта, и сочетанием факторов окружающей среды. Так, в одинаковых условиях растения одного сорта развиваются нормально, другие дают много цветушных экземпляров. Это говорит о наличии у таких сортов большого количества биотипов, легко переключающихся на одногодичный цикл развития. Могут встречаться и случаи обратного характера. Указанные отклонения определяются наследственными особенностями растений и являются ответом на определенные сочетания факторов окружающей среды.

Различные сочетания условий внешней среды могут содействовать нормальному ходу развития сахарной свеклы, способствовать переходу растения в репродуктивное состояние или тормозить наступление репродукции. Факторы окружающей среды, в определенном сочетании, могут быть использованы для управления развитием сахарной свеклы.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАЗВИТИЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Цветение и плодоношение сахарной свеклы на первом году вегетации свекловоды-практики обычно объясняют воздействием на посевы низких температур. Экспериментальные данные показыва-

ют, что низкие, но положительные температуры (1—10°С) являются побудителем перехода растений к репродуктивному развитию. Тем не менее цветуху, получаемую в природной обстановке на поле, несомненно надо считать результатом воздействия не только пониженной температуры, но комплекса факторов, среди которых большое значение имеет спектральный состав света.

Если воздействие пониженных температур на сахарную свеклу приводит к повышению у нее цветухи, то обработка свеклы повышенными температурами приводит к обратным результатам, т. е. уменьшению цветухи. Во Всесоюзном научно-исследовательском институте свекловодства (ВНИС) сахарную свеклу выращивали в оранжерее при различной температуре (табл. 33).

Таблица 33

Влияние температурного режима на развитие сахарной свеклы (посев 2/I — учет 21/IV)

Температура, °С	Число растений в % от общего количества, которые:				
	образовали вегетативную розетку	перешли в репродуктивную стадию	образовали стебли	зацвели	образовали семена
20—23	100	0	0	0	0
15—18	90	10	10	0	0
8—12	0	100	100	75	25

Из всех растений, находившихся в теплой камере, ни одно не пошло по пути репродуктивного развития. Очевидно, повышенные температуры угнетают процессы яровизации, удлиняют их сроки и даже останавливают ход репродуктивного развития. У растений, находившихся в теплой камере, развитие резко отстает от роста. Так же ведут себя озимые злаки в весеннем посеве. Все растения, находившиеся в холодной камере, к моменту учета образовали стебли, 75% приступили к цветению. У этих растений процессы яровизации завершились очень быстро.

Объяснение этого явления заключается, по всей вероятности, в различии промежуточных продуктов дыхательного обмена в разных температурных условиях. Следует полагать, что при пониженных температурах дыхание растений протекает с пониженной интенсивностью и сопровождается накоплением в организме промежуточных метаболитов. Некоторые из них имеют огромное значение для хода онтогенеза свекловичного растения.

Для прохождения яровизации сахарной свеклы не обязательно обрабатывать холодом взрослые растения. Холод оказывается эффективным и тогда, когда он применяется к набухшим семенам, и с тем бо́льшим успехом, чем больше влаги поглотили се-

мена. В этом направлении в 1928 г. в лаборатории физиологии Института селекции были проделаны опыты с клубочками сахарной свеклы и с зерновками озимой пшеницы, находившимися при температуре 0°С.

Оказалось, что растения сахарной свеклы, полученные из семян, обработанных холодом при наибольшем увлажнении, дают наибольший процент цветухи (табл. 34).

Таблица 34

Влияние умеренного охлаждения (0°С) и разной степени увлажнения на развитие сахарной свеклы

Период набухания, *ч*	Количество воды в *г*, поглощенной на 100 *г* абс. сухого вещества	Число цветушных растений, %
2	55,6	0
4	64,2	0
6	76,0	4
8	—	4
10	84,3	8
12	—	7
24	96,0	20

Число цветушных растений, полученных в опыте, было невелико, вероятно, потому, что большинство биотипов исследуемого сорта сахарной свеклы оказались неотзывчивыми на холод, а внешние условия, особенно при поздних сроках посева, оказывали деяровизирующее действие.

Если увеличить срок воздействия пониженных температур на влажные семена, что имеет место при подзимних посевах, то количество цветушных растений резко увеличивается. В данном опыте с подзимним посевом в первый год цвело 35,7% растений. Они выглядят более мощными и дают большой урожай семян. При весеннем посеве свеклы неяровизированными семенами в стрелку выходит только 0,9% растений.

Для рассматриваемой проблемы представляют интерес данные о влиянии температурного режима черенков на репродуктивное развитие сахарной свеклы. Соответствующие опыты были проделаны польским исследователем Хробочеком (Chroboczek, 1934). От четырех растений, выращенных при средних температурах, отрезали боковые побеги с частью окружавшей их мясистой ткани. Черенки высаживали в песок в два ящика, на дне которых находился слой торфа для поддержания песка во влажном состоянии. Один ящик помещали в оранжерею с прохладной температурой, 5—10°С, другой оставили вместе с родительскими растениями в оранжерее со средней температурой 15—20°С. Около 50% черенков принялись, причем результаты оказались лучше при выращивании в про-

хладной оранжерее. Черенки из первого ящика пересадили в сосуды 9/I, из второго — 17/I.

При средней температуре черенки развивались очень хорошо и образовали корнеплоды, отличавшиеся от обычных лишь неправильной формой, однако, ни одно растение не зацвело. При прохладной температуре черенки долго не развивались, а потом сразу выросли удлиненные цветочные стебли, на которых появились первые маленькие листочки. Таким образом, эти черенки вступили в репродуктивную фазу непосредственно после укоренения, без предварительного образования корнеплода и розетки листьев. Число цветущих растений в группе из 18 экземпляров, росших при температуре 5—10°C, увеличивалось следующим образом:

5/III	13
12/III	14
19/III	15
2/IV	16
9/IV	18
26/VII	18

Растения, росшие в прохладной оранжерее, цвели в мае и достигли высоты приблизительно 1 *м*. Растения, находившиеся в оранжерее при температуре 15—20°C (9 экземпляров), все время оставались в вегетативном состоянии.

Полученные данные показывают, что, изменяя температуру, можно регулировать направление развития свекловичных черенков как в сторону вегетативного, так и репродуктивного развития растений.

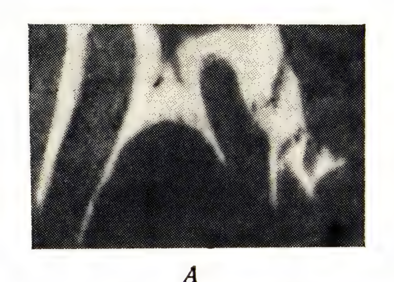
По данным Куртиса и Ганга (Curtis, Chang, 1930), эффект яровизации можно получить, охлаждая не все растение (опыты на сельдерее), а только зону конуса нарастания. Очевидно, влияние низких температур на растение локализируется именно в конусе нарастания стебля. Хробочек (Chroboczek, 1934) использовал методику местного охлаждения растений, разработанную Куртисом, для постановки подобных опытов с сахарной свеклой. В результате в трех вариантах опыта к 21/VII получены следующие показатели:

	Число цветушных растений
Контроль. Растения (10 экз.) росли при средней температуре оранжереи 18°C	0
Растения (5 экз.) охлаждали в области головки . .	5
Растения (5 экз.) охлаждали в области шейки . .	1

Полученный в опыте эффект стопроцентного перехода растений на путь репродуктивного развития при охлаждении головки можно объяснить внутренними изменениями в клетках конуса нарастания стебля, происходящими под влиянием длительного понижения тем-

ературы. У таких растений меристема точки роста еще задолго до видимого образования стебля изменяет свою форму, делаясь более вытянутой (рис. 30, *А, Б*).

В остальных частях корнеплода, не подвергавшихся непосредственному охлаждению, каких-либо существенных изменений не




А *Б*

Рис. 30. Продольные разрезы через точку роста свеклы:
А — свекла росла при температуре 5—10°С (по вытягиванию конуса нарастания видно, что растение приступило к формированию стебля); *Б* — свекла росла при температуре 18°С (точка роста имеет плоскую форму)

произошло. Поэтому связывать переход растений к непродуктивному развитию с общим изменением обмена веществ в целом организме, вследствие термического воздействия на ткани головки, пока нет достаточных оснований.

Глубокие изменения, происходящие в точках роста стебля у сахарной свеклы в связи с различными сочетаниями факторов окружающей среды, наблюдались в течение ряда лет в работах лаборатории анатомии ВНИС. Эти исследования выявили обильное накопление крахмала в основании конуса нарастания стебля, если корни выращивались в прохладной оранжерее на длинном дне. В условиях более теплого режима и короткого дня в точках роста откладывается незначительное количество крахмала при большем количестве щавелевокислого кальция. Биохимические изменения замечены и в тканях зародышей злаков, прошедших яровизацию. На этом основан специальный прием определения окончания прохождения семенами яровизации (Бассарская, 1934).

Изменения, которые происходят под влиянием температуры в конусе нарастания стебля высадочных корней свеклы, влияют на ее семепродуктивность. Это подтверждают опыты лаборатории селекции ВНИС. В этих опытах свекловичные высадки хранили сериями при различной температуре.

Данные, полученные в этом опыте, показывают, что наибольшую семепродуктивность имеют те растения, которые сохранялись при температуре около 3—5°С. Повышение и понижение температуры отрицательно сказываются на образовании стеблей и приводят к снижению урожая семян.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА РАЗВИТИЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Действие света на растение начинается с момента выхода семядолей на поверхность почвы и формирования настоящих листьев. С началом фотосинтеза растение получает все необходимое для своего роста и развития в процессе автотрофного питания.

Свет богат и разнообразен по составляющим его радиационным компонентам, оказывающим в одних случаях ускоряющее, в других — тормозящее влияние на развитие растений. Так, например, на развитие сахарной свеклы и других растений, принадлежащих к группе длинного дня, оказывает благоприятное влияние световой режим, обогащенный длинноволновой радиацией. Для растений короткого дня благоприятен свет, богатый коротковолновой радиацией.

На вегетирующее растение свет в определенном сочетании с температурой способен оказывать яровизирующее действие (Чайлахян, 1933; Толмачев 1957; Федоров, 1960).

Влиянию спектрального состава и интенсивности света на развитие растений посвящены многолетние работы С. С. Шаина (1960) с сотрудниками во Всесоюзном научно-исследовательском институте кормов им. В. Р. Вильямса. В этих работах особенно ценно то, что авторы экспериментировали не с искусственным, а с естественным светом. Варьирование спектрального состава света достигали тем, что облучение растений приурочивали к определенному положению солнца над горизонтом. Так, например, для обогащения светового потока длинноволновой радиацией растения освещали, когда солнце находилось в положении от 0 до 15° над уровнем горизонта утром и вечером. Когда солнце поднимается выше 38° над уровнем горизонта, излучаемый им свет обогащен коротковолновой радиацией.

Эксперименты с растениями длинного дня показали, что растения способны нормально развиваться даже на коротком дне, если их облучают светом солнца, находящегося ниже 38° над уровнем горизонта. В тех же условиях освещения короткодневные растения при коротком фотопериоде, казалось бы благоприятном для них, сильно задерживаются в своем развитии и даже в некоторых случаях погибают.

Эти данные, на наш взгляд, показывают, что, по-видимому, в природе нет растений «длинного» и «короткого» дня, а имеются растения, которым для нормального развития необходим свет различного качества и интенсивности. Спектральный состав и интенсивность света играют огромную роль в доминировании синтетических процессов, протекающих в растении, а фактор темноты — в доминировании процессов диссимиляции. Для установления соотношения между процессами ассимиляции и диссимиляции исключительно важен ритм смены света и темноты. В процессе выработки подобного соотношения возникают, вероятно, вещества,

регулирующие направление функциональной деятельности меристемы стеблевого конуса нарастания.

Кроме высоты солнцестояния на состав солнечного света оказывает влияние содержание водяных паров в воздухе, что, в свою очередь, связано с температурой. На рис. 31 показано, что повышение температуры воздуха, наблюдаемое в зимние месяцы с продвижением от Москвы на юг до Одессы, сопровождается увеличением абсолютной влажности атмосферы и, следовательно, уменьшением прозрачности воздуха и снижением роли красных и инфракрасных лучей. В связи с этим и яровизирующая способность зимнего света в южных районах (Киев, Одесса) должна уменьшаться. Действительно, колошение озими зимних сроков посева хорошо удается в условиях Московской области, где воздух зимой суше, прозрачнее и пропускает больше длинноволновых лучей. В Киеве, где зимы теплее, а атмосфера более влажная и хуже пропускает длинноволновую радиацию, выколашивание озими происходит менее успешно или совсем прекращается, особенно в весенних посевах.

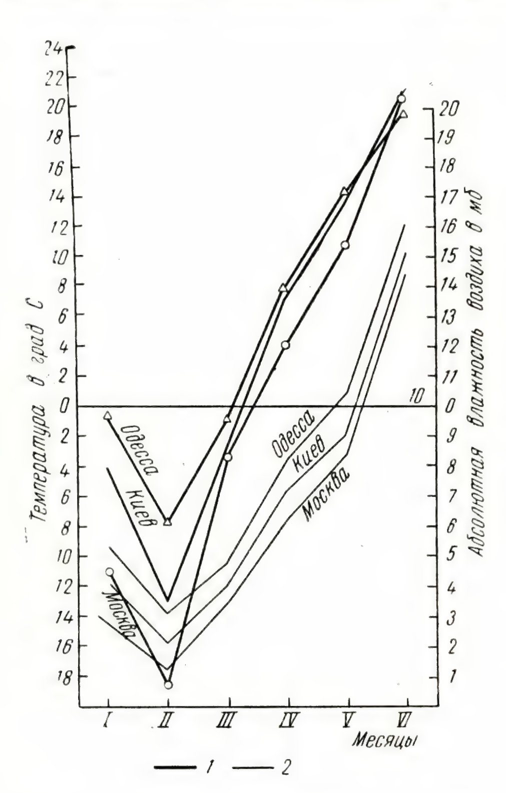


Рис. 31. Температура и влажность атмосферы в Москве, Киеве и Одессе по средним месячным данным 1956 г.:
1 — температура; *2* — абсолютная влажность

В этом плане понятны факты массовой остановки развития свекловичных высадков на Дальнем Востоке. Высадки не переходят к репродуктивному развитию, потому что из-за обильных туманов, наблюдаемых в этих районах весной, получают мало длинноволновой радиации.

Насколько существенно влияние фотопериодизма на развитие сахарной свеклы, видно из опытов, проделанных в 1937 г. В. В. Селиховым в лаборатории селекции ВНИС. Свеклу выращивали при непрерывном освещении, которое обеспечивали применением вольфрамовых ламп накаливания. Посев производился яровизированными семенами (табл. 35).

Полученные данные свидетельствуют о сильной зависимости

Таблица 35

Влияние непрерывного освещения на развитие сахарной свеклы

Число суток непрерывного освещения	Число зацветших растений, %		Вес корня, г	
	Уладовка	Верхнячка	Уладовка	Верхнячка
90	100	58	14	98
60	83	58	65	110
45	58	42	118	102
30	58	42	140	131
Нормальный день	23	8	216	200

развития сахарной свеклы от продолжительности действия непрерывного освещения. Чем дольше свекла подвергается действию непрерывного освещения, тем большее число биотипов популяции переходит к репродуктивному развитию в первый год жизни. В этом опыте обнаружилось резкое различие между испытуемыми сортами свеклы по содержанию в них цветушных биотипов. При дополнительном освещении растений в течение 90 суток зацветали все растения сорта Уладовка и примерно в два раза меньше растений сорта Верхнячка.

В опытах, проведенных в 1926 г. Всесоюзным институтом растениеводства (ВИР) в Хибинах, растения одной группы выращивали в условиях естественного фотопериода (24 *ч*), растения второй группы — на 12-часовом, а растения третьей группы — на 7-часовом дне. Продолжительность естественного дня сокращали за счет вечерних и утренних часов, т. е. лишали растения значительной дозы красных и инфракрасных лучей. В результате все растения, вегетировавшие на коротком дне, цветухи не имели, тогда как контрольные растения, произраставшие в условиях непрерывного естественного освещения, все без исключения образовали стебли и цветы в первый год жизни.

Таким образом, укорачивая или удлиняя фотопериод, т. е. исключая или сохраняя действие на растение длинноволновой части солнечного спектра, удается регулировать развитие сахарной свеклы, причем длинный фотопериод ускоряет, а короткий — оттягивает переход в генеративное состояние.

Свекла второго года жизни реагирует на изменение длины фотопериода примерно так же, как и свекла первого года. Этот вопрос изучался в физиологической лаборатории ВНИС в 1930 г. на свекловичных корнях, высаженных в почву вегетационных сосудов и подвергавшихся освещению разной длительности: непрерывное освещение, нормальный световой день, нормальный день без одного утреннего часа, без двух утренних часов, без трех утренних часов

и без четырех утренних часов. В ночные часы растения освещали вольфрамовой электролампой накаливания мощностью в 1000 *вт.*

Оказалось, что у высадков сахарной свеклы так же, как у растений первого года жизни, укорочение фотопериода за счет солнечного света утренних часов, богатого длинноволновой радиацией, вызывает явное угнетение стеблеобразования; в крайних случаях оно приводило к образованию «упрямцев». У всех растений, получавших непрерывное освещение, созревание семян произошло на три недели раньше по сравнению с растениями, вегетировавшими в условиях нормального фотопериода.

ЗНАЧЕНИЕ СОЧЕТАНИЯ ТЕМПЕРАТУРНЫХ И СВЕТОВЫХ УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Нормальное развитие сахарной свеклы возможно лишь при условии определенного сочетания факторов окружающей среды. Например, длинный фотопериод ускоряет развитие свекловичных высадков, но происходит это лишь при условии, если свекловичные высадки предварительно прошли температурную яровизацию. Если воздействию длинного дня подвергнуть корни, которые зимой росли в теплой оранжерее, они не приступят к стеблеванию. В этих условиях сахарная свекла всегда образует только вегетативную розетку и в таком состоянии может находиться неопределенно долгое время. Головки ее при этом медленно удлиняются и иногда дают разветвления. Но стоит подобным культурам перезимовать в холодном отделении оранжереи, как после многолетнего бесплодия они легко переходят в состояние репродуктивного развития.

Таким образом, те качественные изменения, которые происходят у свеклы в точках роста под влиянием пониженной температуры, не могут быть вызваны одним лишь действием света, как это имеет место в развитии озимых хлебных злаков — ржи и пшеницы. По-видимому, в случае с сахарной свеклой яровизирующее влияние света устраняется противоположным влиянием высокой температуры.

Резюмируя изложенное, следует признать, что для успешного репродуктивного развития свеклы требуется сочетание длинного фотопериода с умеренным понижением температуры. Сочетание короткого фотопериода с высокой температурой приводит к большему или меньшему торможению репродуктивного развития или даже к полной неосуществимости последнего.

С подобными сочетаниями температурных и световых условий приходится иметь дело и в агрономической практике. Так, например, южные районы Советского Союза характеризуются сочетанием короткого дня с высокими температурами во время вегетации. Районы, расположенные на севере, характеризуются сочетанием длинного дня с пониженными температурами (табл. 36, 37).

С продвижением возделывания свеклы на север цветушность повышается, что несомненно связано с обогащением света длинно-

Таблица 36

Цветуха свеклы в разных географических пунктах возделывания

Сахарная свекла (по данным ВНИС)				Афганистанская свекла (по данным ВИР)			
пункт	географическая широта	длина дня в июне, *ч* и *мин*	цветуха, %	пункт	географическая широта	длина дня в июне, *ч* и *мин*	цветуха, %
Медвежья гора	62°50′	20.05	8,51	Хибины	67°44′	24.00	100
Земетчино	53°30′	16.50	4,28	Ленинград	59°44′	18.52	64
Рамонь	51°55′	16.40	1,66	Воронежская область	51°03′	16.40	17
Нижний Кисляй	50°51′	16.20	0,44	Ташкент	41°26′	15.09	0
Фрунзе	42°55′	15.10	0,07				

Таблица 37

Среднемесячные температуры вегетационного периода в Хибинах и Ташкенте

Месяц	Температура, °C	
	Хибины	Ташкент
Май	—	20,8
Июнь	9,2	25,6
Июль	12,6	27,5
Август	11,5	25,3
Сентябрь	6,1	19,5
Октябрь	—	12,2

волновыми лучами, удлинением дня, понижением температур и достаточным увлажнением (табл. 38).

Явление массового выхода в цветуху у сахарной свеклы северного края при посеве яровизированными семенами может быть использовано при разработке метода борьбы с цветухой путем браковки цветушных биотипов.

Однако нельзя ограничиваться только браковкой цветушных биотипов. Цветуха может, по-видимому, возникать в результате перекрестного опыления нецветушных биотипов. Действительно, если у свеклы нецветушность обусловливается в одном случае пониженной отзывчивостью на охлаждение при нормальной чувствительности к свету, а в другом случае — сочетанием отзывчивости к тем же факторам, но с обратным эффектом, то не исключена возможность, что при скрещивании возникнут цветушные биотипы. Следовательно, борьба с цветухой может быть эффективной, если цветушные особи бракуются, а возникновение новых не допускается путем регулировки опыления.

Таблица 38

Количество цветухи при посеве сахарной свеклы обыкновенными и яровизированными семенами (по данным лаборатории физиологии ВНИС)

Селекционные станции, от которых получены семена	Число цветушных растений сахарной свеклы, %			
	Харовский район		Хибины	
	посев сухими семенами	посев яровизированными семенами	посев сухими семенами	посев яровизированными семенами
Верхнячская	0,6	—	27,0	26,6
Рамонская	4,8	15,1	21,9	22,5
Мироновская	2,1	9,1	17,0	37,0
Мироновская	1,7	17,8	14,0	42,0
Веселоподолянская	—	—	16,5	35,7
Веселоподолянская	—	—	14,6	19,2
Веселоподолянская	0,6	9,1	15,1	19,4
Ивановская	2,3	5,0	25,0	31,5
Ивановская	0,3	2,8	15,3	49,0
Ивановская	2,7	5,0	19,3	29,3

Значительное изменение сочетания факторов окружающей среды происходит при посеве сахарной свеклы осенью под зиму. В этом случае начальные этапы вегетации растения протекают при совершенно ином сочетании факторов среды по сравнению с нормальным посевом. Свекла в подзимних посевах обильно цветет на первом году жизни. Это объясняется температурной яровизацией и действием на яровизированную свеклу факторов окружающей среды ранней весной (свет, пониженные температуры, влага). Овербек указывает даже на получение в таких случаях 100%-ной цветухи, если посев свеклы производился в середине сентября. Цветушность свеклы при осенних посевах была использована в Мексике для получения семян. Однако нельзя считать этот прием безопасным для семеноводства, так как урожай семян в этом случае обеспечивается податливыми на цветушность биотипами, что в дальнейшем может вызвать ухудшение семенного материала.

Сочетание факторов окружающей среды претерпевает также существенное изменение с передвижением сроков посева на ранние весенние даты. В этом случае также приходится наблюдать резкое повышение цветушности (табл. 39). Обоснование ранних сроков посева для многих культур заключается, по-видимому, не только в преимуществах в отношении влажности и температуры, но и в получении растением зарядки от ранневесенней солнечной радиации, более богатой длинноволновыми лучами.

Таблица 39

Образование цветухи у сахарной свеклы в зависимости от сроков посева (по Roemer, 1927)

Сорт	Количество цветухи при разных сроках посева, %		
	18/III	30/III	14/IV
Клейванцлебен			
E	28,0	14,2	4,6
ZZ	39,1	22,0	5,7
Штрубе			
E	45,4	23,1	7,9
ZZ	30,6	21,1	5,1

Высказанные соображения подкрепляются работами, проделанными у нас и за границей. Так, работами В. И. Разумова (1933) было установлено, что применение в качестве дополнения к короткому дню красного света приводит растения длинного дня к ускорению перехода в репродуктивное состояние, причем растения разных сортов реагируют по-разному. Синие лучи не вызывают подобного эффекта у растений длинного дня, но способствуют его проявлению у растений короткого дня. К аналогичным выводам пришли Мак Кинней и Сандо (Mc Kinney, Sando, 1933).

Размещение цветушных очагов как во времени, так и в пространстве нельзя представлять постоянным, неподвижным; степень их проявления может колебаться — расширяться или сужаться, запаздывать или ускоряться. Примеры этому можно видеть не только в поведении сахарной свеклы, но и в поведении других растений, например деревьев и кустарников садовых и декоративных культур, дающих время от времени (примерно один раз в 10 лет) образцы резкого ускорения репродуктивного развития в форме так называемого «вторичного цветения». Интересные данные в этом отношении содержатся в трудах И. В. Мичурина (1948), указавшего на связь явлений вторичного цветения с высоким давлением атмосферы.

ОТКЛОНЕНИЯ В РАЗВИТИИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ, ВЫЗВАННЫЕ ИЗМЕНЕНИЕМ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ И ВОДНОГО РЕЖИМА

О значении минерального питания для репродуктивного развития сахарной свеклы можно судить по следующим данным, полученным в опытах ВНИС (табл. 40).

Эти данные свидетельствуют о том, что с увеличением доз минерального питания сахарной свеклы (рассчитано по урожаю) количество цветушных растений несколько возрастает.

По данным Ф. Э. Реймерса (1939), подобную роль минеральное питание играет для огородных растений: репы и столовой свеклы.

Действие минерального питания, усиливающее цветушность, проявляется лишь при наличии определенных условий окружающей среды. Так, например, если количество влаги в почве составляет

Таблица 40

Цветушность сахарной свеклы при разных уровнях урожая

Уровень урожая сахарной свеклы, *ц/га*	Число цветушных растений, %	
	1935 г.	1937 г.
100—150	1,9	0,08
151—200	3,5	0,24
201—250	4,5	0,36
251—300	5,8	0,46
301—350	5,9	1,04
351—400	—	1,20

40—60% от полной влагоемкости, то на высоком минеральном фоне, рассчитанном на урожай в 1000 *ц/га*, число зацветших растений достигает 8,8%, в то время как при том же удобрении, но на делянке, где полив не производился, цветуха отсутствует.

Хробочек (Chroboczek) указывает на резкое усиление цветушности у свеклы (до 50%) благодаря применению азотных удобрений, но лишь при условии выращивания растений в прохладной температуре. Среди контрольных растений, не получавших азотного удобрения, цвело не более 15% растений. В таком же опыте, поставленном в теплом отделении оранжереи, обе серии растений — получавшие и не получавшие азотное удобрение — не цвели.

При выращивании свеклы летом на специальной световой площадке и зимой в оранжерейных условиях, с применением в обоих случаях одинакового набора различных минеральных удобрений выяснилось, что действие комплекса удобрительных веществ сильнее, чем каждого компонента в отдельности, и что число цветущих растений (в процентах) при совместном внесении калия, фосфора и марганца заметно больше, чем у контрольных растений:

	Лето, световая площадка	Зима, оранжерея
Контроль	8	50
P	25	72
K	27	78
Mg	21	66
Mn	12	84
NPK	33	85

Некоторые иностранные исследователи отмечают усиление цветушности свеклы при обильном удобрении азотом, особенно если применяется натронная селитра. Крюгер и Виммер (Krüger, Wimmer, 1923) заметили, что недостаточное внесение азота под маточную свеклу при культуре высадков приводит к явлению «упрямства».

Выяснение значения отдельных удобрений и их сочетаний для развития сахарной свеклы требует дальнейшего изучения.

Остановимся на роли воды как фактора развития растений сахарной свеклы. Большую роль играет влажность семян при прохождении стадии яровизации. Чем меньше набухли семена, тем медленнее и не до конца происходят в них процессы яровизации, даже при воздействии наиболее эффективных температур.

Весьма большое влияние оказывает водный режим на ход развития сахарной свеклы второго года. Этот вопрос детально изучен на Ивановской опытно-селекционной станции В. И. Товарницким (1926) в опытах, проведенных методом вегетационных культур. Высадки выращивали при влажности в 100, 80, 60 и 40% от полной влагоемкости почвы. В результате была установлена прямая зависимость процесса стеблеобразования от влажности. При 40%-ной влажности стебли не развивались совсем. Поэтому все приемы, ведущие к потере влаги высадочными корнями, ведут, вместе с тем, к увеличению количества «упрямцев». Так, например, высадка вялых и резаных корней, а также высокая посадка, при которой значительная часть корнеплода остается над землей, приводят к увеличению числа упрямцев. При ухудшении водного режима высадков снижается их семепродуктивность (табл. 41).

Таблица 41

Урожай свекловичных семян в связи с различным водным режимом высадочных растений (по Товарницкому, 1926)

Содержание воды в сосудах в % от полной влагоемкости почвы	Урожай семян в *г* на одно растение по повторениям				Средний урожай семян на одно растение	Средний абсолютный вес семян, *г*
	I	II	III	IV		
100	60	70	—	—	65	20
80	65	52	34	58	52	17
60	31	27	45	53	39	15
40	4	0	0	0	1	—

Ближайшая причина общей депрессии репродуктивного развития сахарной свеклы, в том числе и семепродуктивности высадков, остается пока невыясненной. Однако основа этого явления несомненно заключается в неравномерном распределении воды по различным структурным участкам протоплазмы клетки. Дело в том, что различные коллоидные системы протоплазмы отличаются, вероятно, различной гидрофильностью и величиной электрического

заряда. Поэтому, когда растению не хватает воды, между этими системами неизбежно должны возникнуть конкурентные отношения из-за воды. В результате воду в первую очередь, очевидно, будут терять менее гидрофильные коллоиды. По-видимому, к такой категории принадлежат коллоидные системы, ответственные за репродуктивное развитие. Они легче других коллоидов становятся на путь обезвоживания и, теряя влагу, инактивируют в той или иной степени процессы генеративного развития свеклы. Подобное же явление должно иметь место и у других растений, например, у злаков (Сказкин, 1961).

По данным М. Х. Чайлахяна (1958), цветение растений обусловливается образованием в листьях двух групп веществ: гиббереллинов, влияющих на образование и рост стеблей, и антезинов, способствующих образованию цветов. Их комплекс составляет гормон цветения — флориген.

Обработка гиббереллином свекловичных растений при безвысадочном получении семян на Кубани могла бы, по-видимому, быть полезной для улучшения формирования куста и увеличения в последнем числа стеблей. Применение гиббереллина также могло бы быть полезным для устранения явления «упрямства» свекловичных высадков, широко распространенного в Дальневосточном крае, где сильные туманы весной ослабляют поток длинноволновой радиации и тем задерживают развитие растений. Подобные вещества образуются в листьях. Это подтверждают опыты с прививками проростков свеклы на цветущие растения. А. К. Ефрейкин (1948) прививал проростки свеклы на стебли семенников. В одном варианте опыта листья подвоя оставляли, в другом — удаляли. В первом варианте привои цвели, а во втором цветения не было. По-видимому, в первом случае в привой поступали вещества из листьев цветущего подвоя. Во втором варианте привои были лишены этих веществ и образовывали лишь вегетативные органы.

ЛИТЕРАТУРА

Бассарская М. Соц. растениеводство, сер. А, 1934, 11. Ефрейкин А. К. ДАН СССР, 1948, **LIX**, 1. Мичурин И. В. Соч., **I**. М., Сельхозгиз, 1948. Разумов В. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1933, **29**, 3. Реймерс Ф. Э. Докл. ВАСХНИЛ, 1939, 2—3. Сказкин Ф. Д. Сб. «XXI Тимирязевское чтение». М., Изд-во АН СССР, 1961. Товарницкий В. И. Научн. агрон. журн. 1926, 2. Толмачев И. М. Делегатск. съезд Всес. бот. о-ва. Тез. докл., вып. IV, секц. физиол. раст., 1957. Федоров А. К. Физиол. раст., 1960, **7**, 6. Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 1933, **5**. Чайлахян М. Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. Изд-во АН СССР, 1958. Шаин С. С. Свет и развитие растений. М., «Знание», 1960. Chroboczek E. Cornell. Univ. Agr. Exp. Station Ithaca M., 1934, **154**, 4. Curtis F., Chang H. T. Amer. J. of bot., 1930, **XVII**, 10. Krüger W., Wimmer G. Ztschr. der Wirtschafts gruppe Zuckerind., 1923. McKinney H., Sando W. The J. of Heredity, 1933, **24**, 5. Müller-Thargau H. 1882. Landwirtsch Jharb,, 1882, **II**. Roemer T. Handbuch des Zuckerrübenbaues, 1927.

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Постоянное пополнение органических веществ на Земле, обеспечивающее поддержание жизни, совершается в ходе жизнедеятельности зеленых растений. Оно происходит в цикле реакций, активируемых ферментами и возникающих непосредственно после попадания солнечных лучей на поглощающую поверхность зеленого листа. Этот процесс, вводящий солнечную энергию в живой мир, процесс, при котором одновременно происходит усвоение углекислоты и воды в зеленых частях растения и образование из них органических веществ, получил название фотосинтеза.

ХИМИЧЕСКАЯ СУЩНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

Химические процессы, составляющие акт фотосинтеза, в настоящее время изучены на примере нескольких растений, в том числе и свеклы. Используя новейшие методы хроматографического анализа, применяя меченые атомы, удалось значительно продвинуться в изучении ассимиляции углерода в фотосинтезе и в его темновой фазе.

Многое известно теперь и о путях конверсии и концентрации солнечной энергии в местах реакции. Эти процессы осуществляются при посредстве двух веществ: аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и кофермента — трипиридиннуклеотида в восстановленной форме (ТПН—H_2) (Арнон, 1961). АТФ образуется под действием световой энергии, вбирает энергию с макроэргической фосфатной связью и способна отдавать эту энергию при переходе в аденозиндифосфорную кислоту (АДФ).

У водоросли *Chlorella* вовлечение углерода идет по «циклу Кальвина» рибулозодифосфатом при содействии открытого Кальвином (1957) фермента карбоксидисмутазы с последующим распадением на две молекулы фосфоглицериновой кислоты (ФГК) и восстановлением последних в фосфоглицериновый альдегид (ФГА) при содействии АТФ и ТПН-H_2. Одна из ветвей этого цикла приводит к образованию триозофосфата с последующим превращением в сахара, а другая — к регенерации рибулозодифосфата, необходимого

для связывания углекислоты. Однако и в самое последнее время производится еще уточнение цикла (Бессем, Кальвин, 1961). Оказалось, что шестиуглеродная кетокислота гидролитически расщепляется, по-видимому, на молекулу фосфорноглицериновой кислоты, содержащую только что включенный углекислый газ и триозофосфат. Большая часть углекислоты, поглощенная при фотосинтезе, поступает в цикл восстановления углерода. Аминокислоты (особенно аланин, аспарагиновая кислота, серин и глютаминовая кислота) быстро метятся C^{14}. Они образуются, по-видимому, из промежуточных продуктов восстановительного цикла углерода в хлоропластах. Синтез белка, по всей вероятности, идет в хлоропластах через восстановительный цикл углерода и свободных аминокислот.

Мортимер (Mortimer, 1958, 1960) изучил пути фотосинтеза у сахарной свеклы и сои. Для анализа этих путей он использовал ингибирование фермента глицеральдегид-3 фосфатдегидразы, катализирующей превращение ФГК в ФГА. Это производилось с помощью иодацетата засасыванием через черешки перед экспозицией. Ход депрессии фотосинтеза под влиянием ингибирования был разный: у сахарной свеклы депрессия уменьшалась в логарифмической зависимости, у сои — в линейной. У сахарной свеклы после экспозиции в 60 *сек* больше C^{14} содержалось в фосфорглицериновой кислоте, гексофосфате и сахарозе; у сои фосфорглицериновой кислоты нет совсем, ее заменяет глицериновая кислота (табл. 42). Существенные различия в распределении C^{14} наблюдались после пребывания листьев на свету, когда обычный путь превращения (у

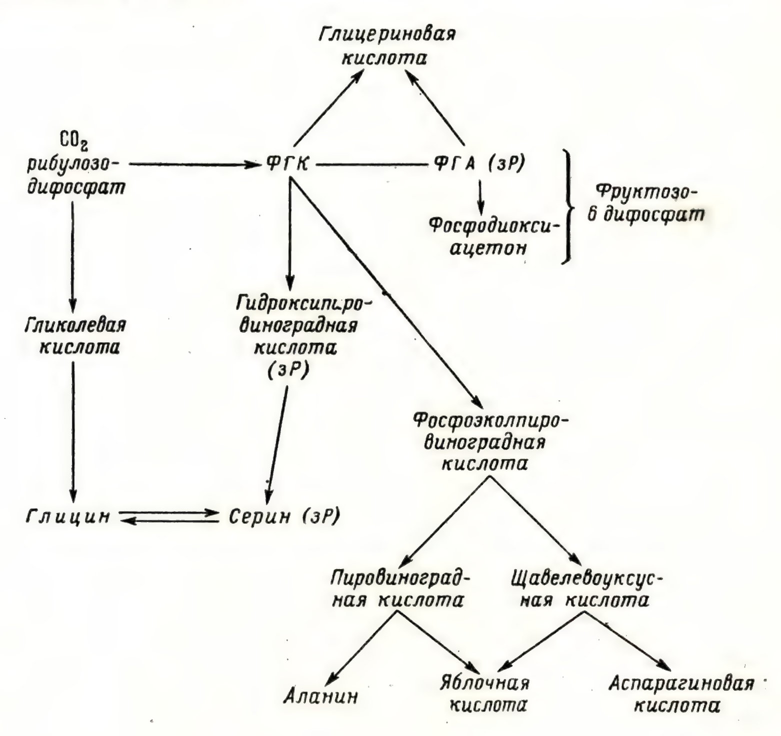
Таблица 42

Влияние иодацетата на распределение C^{14} среди спиртовых продуктов фиксации свеклы и сои при экспозиции 60 *сек*, (по Mortimer, 1960)

Продукты фотосинтеза	Концентрация иодацетата в % от общего содержания C^{14} в экстракте					
	свекла			соя		
	контроль	0,01—10 *мин*	0,02—15 *мин*	контроль	0,015—10 *мин*	0,015—15 *мин*
Гексозофосфат	24	23	0	24	29	43
Фосфоэнолпировиноградная кислота	3	2	0	—	—	—
Фосфоглицериновая кислота	15	19	22	—	—	—
Глицериновая кислота	10	3	0	15	17	19
Аспарагиновая кислота	3	15	23	1	2	5
Яблочная кислота	9	13	49	2	8	17
Глицин	8	Следы	0	7	6	6
Серин	11	4	0	10	10	3
Аланин	4	2	5	1	3	8
Сахароза	12	15	0	30	23	7
Относительная ассимиляция C^{14}	100	60	8	100	33	7

свеклы ФГК—ФГА) был исключен воздействием ингибитора на фермент. В листьях свеклы это сопровождалось уменьшением содержания сахарозы и увеличением содержания C^{14} в ФГК, а в связи с этим — в фосфоэнолпировиноградной, аспарагиновой, яблочной кислотах, аланине, серине, глицине. Если блокирование будет полным, то ФГА не образуется, и в связи с этим не возникают гексофосфат и сахароза.

Содержание глицериновой кислоты не увеличилось в присутствии повышенных доз иодацетата, хотя накопление ФГК продолжалось. Это привело автора к заключению, что глицериновая кислота возникает не в результате гидролиза ФГК, а иным путем. Отмечается также накопление аспарагиновой и яблочной кислот (последней, по-видимому, в связи с тем, что реакция карбоксилирования, ведущая к образованию яблочной кислоты, не угнетается иодацетатом). Образование сахарозы продолжается, пока не заблокировано образование фосфатогексоз. На основании своих исследований и литературных данных Мортимер приводит схему возможных путей ассимиляции углерода:



У сои при ассимиляции углекислоты не наблюдается такого изменения распределения C^{14} после ингибирования, как у свеклы. Продолжение образования глицериновой кислоты возможно, если

предшественниками ее являются производные осколков гексоз. Когда ассимиляция уменьшается до 0,1 от нормы, образование сахарозы не прекращается, и накопление C^{14} происходит в группе гексозофосфатов. Подобный тип фотосинтеза наблюдался и в других растениях. Первый продукт фотосинтеза на этом пути еще не идентифицирован.

Различия в составе продуктов и ответные реакции на иодацетат свидетельствуют о возможности существования различных путей фотосинтеза. Превращение ФГК в ФГА типично для ассимиляции углерода у хлореллы (цикл Кальвина), у сои этот процесс протекает иным путем, а в листьях свеклы ход фотосинтеза представляет «гибрид» этих двух путей. По Н. Т. Доману (1958), у свеклы в течение первой секунды фотосинтеза на радиограмме показывается только фосфорглицериновая кислота; в течение 3 *сек* выявляются ФГК, гексозодифосфат, гексозомонофосфат и яблочная кислота; в течение 10 *сек* — гексозодифосфат, гексозомонофосфат, яблочная кислота, аланин, глюкоза, сахароза, фумаровая и янтарная кислоты.

Иной путь фиксации углерода рисует Л. А. Незговорова (1956). Согласно ее данным, при коротких экспозициях на свету у ряда растений, в том числе у сахарной и кормовой свеклы, меченый углерод обнаруживается в аспарагиновой кислоте, т. е. фиксацию углекислого газа она связывает с аминокислотами. Несколько позже фиксированная углекислота появляется в малоподвижном протеидном комплексе и еще позже в сахарозе. В связи с этим суть фотосинтетической реакции, по мнению Незговоровой, заключается «помимо восстановления CO_2, в образовании прочной связи углекислоты со сложным органическим комплексом фосфо- или нуклеопротеидной природы».

Таким образом, фотосинтез — это процесс, в котором аккумулируется энергия и создается органическое вещество, необходимое организму как для текущей жизнедеятельности, так и для тех периодов, иногда весьма длительных, когда фотосинтез невозможен.

Впрок откладываются самые разнообразные и довольно устойчивые соединения: углеводы, белки, жиры. В акте дыхания эти запасные вещества превращаются в богатые энергией промежуточные продукты, которые могут быть использованы для синтеза протоплазмы и поддержания ее структуры, передвижения веществ и т. д. Часть этих веществ может быть аккумулирована в виде соединений, богатых энергией (с макроэргическими связями), которые по мере надобности используются в процессах, требующих затраты энергии. Таким образом, накапливается вся энергия, используемая и растительными и животными организмами. Если бы фотосинтез внезапно прекратился и запасы энергии не возобновлялись, то все вещество в мире «сгорело» бы в течение нескольких десятков лет.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ, СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕКИСЛОТЫ, ИНТЕНСИВНОСТИ И КАЧЕСТВА СВЕТА НА ФОТОСИНТЕЗ У СВЕКЛЫ

Для осуществления процесса фотосинтеза необходимо, чтобы температура, освещенность и содержание углекислоты в окружающей среде находились в определенных пределах. Еще Сакс назвал «кардинальными» три точки: минимум, когда фотосинтез может начаться, оптимум, когда он протекает с максимальной интенсивностью, и максимум, когда он затухает. У свеклы при наступлении утра регистрируемый приборами фотосинтез начинается, когда сила света достигнет примерно 900 *лк* (отмечен случай возникновения фотосинтеза при 150 *лк*), и прекращается, когда вечером сила света падает до 1000 *лк* (рис. 32). Минимальное содержание угле-

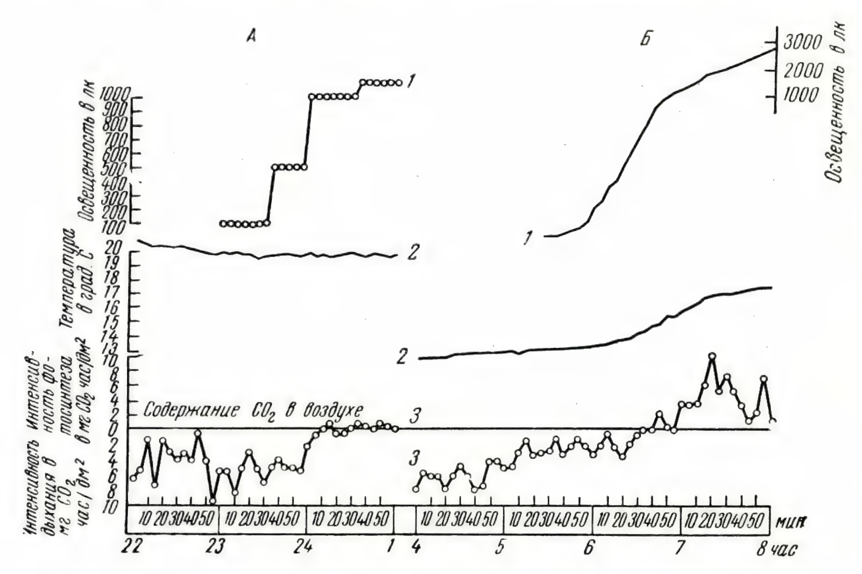


Рис. 32. Начало фотосинтеза при искусственном (*А*) и естественном (*Б*) свете:

1 — освещенность; *2* — температура; *3* — интенсивность дыхания и фотосинтеза

кислоты, при котором наблюдается фотосинтез, составляет около 0,01%. Однако в недавно выполненных работах зафиксирован фотосинтетический процесс при значительно меньшей концентрации (0,00071) углекислоты (цит. по Hill, Whitdingham, 1958). Нижний предел температуры для свеклы пока точно не зафиксирован.

Содержание углекислого газа. Влияние содержания углекислого газа на интенсивность фотосинтеза впервые начали изучать Сосюра и Буссенго. В. Н. Любименко (1933), анализировавший ре-

зультаты этих работ, пришел к выводу, что при концентрации CO_2 от 0 до 1,5% интенсивность процесса растет почти пропорционально концентрации углекислоты; при концентрации от 1,5 до 20% интенсивность растет очень медленно, а при концентрации выше 20% итенсивность фотосинтеза падает.

Эти результаты В. Н. Любименко трактует, исходя из быстроты диффузии углекислоты в хлоропласты. Быстрота диффузии пропорциональна концентрации углекислоты только в том случае, если в пластидах углекислота будет усваиваться мгновенно. Но это зависит от вторичных химических процессов. Если они протекают на предельной скорости, возможно некоторое накопление углекислоты, вследствие чего поглощение его будет идти медленнее. У предела максимальной быстроты фотосинтеза дальнейшее увеличение содержания углекислоты уже не может способствовать усилению фотосинтеза; часто в этих случаях начинается вредное влияние высоких концентраций углекислоты. Следует при этом отметить сложность процесса проникновения углекислоты к пластидам не только у наземных растений, у которых это связано со структурой листа и состоянием устьиц, но и у водных растений.

Представляет интерес динамика углекислоты в воздухе в течение дня (табл. 43). Пробы воздуха брали непосредственно над почвой, из зоны листьев и в 80 *см* над листовой поверхностью.

Максимум содержания углекислого газа в воздухе во всех изученных слоях наблюдается рано утром. Разница в содержании углекислого газа невелика. К полудню содержание CO_2 у почвы понижается до 77% от утреннего количества. К этому времени наиболее резко выявляется дифференциация в содержании углекислоты по слоям. Минимум углекислоты наблюдается в зоне листьев: здесь содержится на 7% меньше углекислоты, чем в зонах выше и ниже поверхности листьев, и на 28% меньше, чем утром в той же зоне.

Очевидно, днем содержание углекислоты в воздухе уменьшается вследствие использования его растениями. Потребление идет настолько интенсивно, что содержание углекислоты в смежных зонах не успевает выравняться; в зоне ассимиляции ее меньше. Так, 7/VII с утра ветра не было, позднее дул слабый ветер, более слабый, чем 6/VII, поэтому депрессия в содержании углекислоты в полдень была выше. Большая скорость движения воздуха содействует смещению различных слоев воздуха и некоторому выравниванию в них количества углекислоты (Оканенко, 1954; Оканенко, Починок, 1959; Починок, Оканенко, 1959). Подобный ход изменения содержания углекислоты в зоне листьев не является общим для всех мест. Гут (цит. по Курсанову и Угрюмову, 1934) наблюдал обратную картину — увеличение содержания углекислоты к полудню. Н. М. Константинов (1950) в условиях Москвы и Киева отметил одинаковый ход изменения концентрации углекислоты.

Более непосредственно на фотосинтез должно влиять содержание углекислого газа в воздухе межклетников, который поступает в фотосинтезирующие клетки. Исследования Б. А. Рубина и Н. П.

Таблица 43

Дневная динамика содержания углекислоты в воздухе над свекловичным полем при полном смыкании листьев (по Оканенко, 1954)

Время взятия проб, *ч* и *мин*	Место взятия проб	6/VII				7/VII			
		температура, °C	скорость ветра, *м/сек*	облачность	содержание CO_2 в воздухе по объему	температура, °C	скорость ветра, *м/сек*	облачность	содержание CO_2 в воздухе по объему
6.00	У почвы	—	0,5	Безоблачно	0,0376	—	—	Безоблачно	0,0375
	Зона листьев	10,0	—		0,0372	9,5	Штиль		0,0370
	На 80 *см* выше листьев	—	—		0,0368	—	—		0,0366
8.30	У почвы	—	—		0,0337	—	—	Высокая облачность. Свет рассеянный	0,0336
	Зона листьев	18,0	1,0	То же	0,0312	18,0	0,40		0,0306
	На 80 *см* выше листьев	—	—		0,0318	—	—		0,0316
11.30	У почвы	—	—		0,0310	—	—		0,0302
	Зона листьев	19,6	1,2	Кучевые облака	0,0297	20,2	0,40	То же	0,0276
	На 80 *см* выше листьев	—	—		0,0307	—	—		0,0305
14.00	У почвы	—	—		0,0312	—	—		0,0286
	Зона листьев	21,2	0,9	То же	0,0296	21,0	0,50		0,0266
	Выше листьев на 80 *см*	—	—		0,0309	—	—	То же	0,0286
17.00	У почвы	—	—		0,0306	—	—		0,0291
	Зона листьев	20,2	0,8	То же	0,0300	21,0	0,55	То же	0,0272
	Выше листьев на 80 *см*	—	—		0,0312	—	—		0,0289
19.30	У почвы	—	—		0,0335	—	—		—
	Зона листьев	18,5	0,7		0,0316	—	—		—
	Выше листьев на 80 *см*	—	—		0,0315	—	—		—

Панасенко (1956) показали, что содержание углекислого газа в межклетниках во много раз больше, чем в окружающем воздухе. Уровень содержания углекислоты внутри листа зависит от интенсивности дыхания и фотосинтеза и в меньшей степени от содержания углекислоты в окружающем воздухе, темновой фиксации углекислоты, поступления ее через корни и т. д.

Динамика дыхания с максимумом днем в теплые часы и минимумом ночью при пониженной температуре хорошо согласуется с динамикой содержания углекислого газа и кислорода в листьях, поскольку в полуденные часы углекислоты в листьях больше, чем в ночные.

В листьях, изолированных от окружающего воздуха (смазанных вазелином с обеих сторон), количество углекислоты повышается. Основная причина изменения содержания газов — колебание температуры. С понижением температуры дыхание ослабляется: увеличивается растворимость углекислоты в клеточном соке и, следовательно, содержание его в межклеточных пространствах уменьшается. Хотя воздух межклетников представляет собой барьер между внешним воздухом и клетками листа, уменьшение содержания углекислого газа в воздухе днем сказывается на фотосинтетической деятельности растения (табл. 44).

Таблица 44

Изменение состава газа в межклетниках листьев свеклы (по Рубину и Панасенко, 1956)

Температура, °С	Время, *ч и мин*	Содержание в % от общего количества газа			
		CO_2	O_2	CO_2	O_2
		Листья в воздухе		Листья, изолированные от воздуха	
30	12.30	7,6	9,4	—	—
26	18.30	—	—	10,0	8,8
	18.45	6,2	12,3	—	—
10	0,20	—	—	3,6	7,1
	0.45	1,0	14,9	—	—
21	6.30	—	—	2,5	12,1
	6.45	3,2	11,6	—	—
30	12.30	—	—	8,0	12,0
	12.45	5,1	9,6	—	—

Основным источником углекислого газа является почва. Охлаждаясь к ночи, она как бы «вдыхает» воздух, а утром, нагреваясь, как бы «выдыхает» его. Выдыхаемый воздух обогащен углекислотой в результате микробиологических процессов дыхания корней и за счет углекислоты, содержащейся в почвенном растворе. Второй момент, влияющий на содержание углекислого газа в зоне листьев, — это конвекционные токи: вечером — вниз (холодный воздух), утром — вверх (нагретый воздух). Третий момент — это горизонтальное движение воздуха — ветер. В воздухе передача теп-

ла влажности и т. д. происходит не молекулярным путем, а с помощью вихрей. Измеряется передача тепла коэффициентом турбулентности, который значительно больше коэффициента температуропроводности воздуха.

Вихри возникают при движении воздуха над неровной поверхностью за счет кинетической энергии ветра, и чем больше скорость ветра, тем будет интенсивнее турбулентное перемешивание. Образованию вихрей и их перемещению в вертикальном направлении способствует неодинаковое нагревание сторон листа, освещенных солнцем и находящихся в тени летом в дневные часы. В результате совместного действия этих двух факторов обмен воздуха при помощи турбулентного движения днем в теплое время года сильно возрастает.

Четвертый источник углекислоты — это дождевые и почвенные воды, в которых содержание CO_2 достигает 2,92%, и пятый источник — углекислота, возникающая в результате дыхания растений, животных и деятельности человека (Сапожникова, 1950).

Если попытаться составить баланс углекислоты, то окажется, что в окружающем воздухе ее несравненно меньше, чем требуется растениям. Возникает угроза углеродного голодания растений днем. Так, исходя из величины суточной продуктивности фотосинтеза 100 *мг* CO_2 на 100 *см*^{2} за день и урожая свеклы в 400 *ц/га,* баланс углекислоты в июльский день выразится примерно в следующих величинах: потребность в углекислоте за один день — 400 *кг*; поступает углекислоты от «дыхания» почвы и дыхания растений — 100 *кг*; остальные 300 *кг* растения забирают из воздуха.

На высоте в 150 *м* количество углекислого газа снижается всего на 10% (Jürgen, Rüch, 1935), а если бы обмен был ограничен этой зоной, то содержание углекислого газа равнялось бы 0,02%. Следовательно, в обмен вовлекаются более высокие слои воздуха. Известно, что даже при слабом ветре (1 *м/сек*) километровый слой воздуха обеспечивает потребности растений в углекислоте вследствие передвижения воздушных масс (Ничипорович, 1956). Однако при этом не учитывают то, что утром вверх поднимается припочвенный воздух, содержащий больше углекислого газа, чем воздух, опускающийся вниз из зоны 1500 *м* и содержащий 0,02% углекислого газа (Jürgen, Rüch, 1935). Приведенные в табл. 43 данные свидетельствуют о том, что при скорости движения воздуха 1 *м/сек* количество углекислого газа днем уменьшается на 27%.

В. М. Катунский (1959) пришел к заключению, что в условиях высокой агротехники низкое содержание углекислоты лимитирует продуктивность фотосинтеза[1]. Его опыты с повышенным содержанием углекислоты (до 0,12%) показали, что в первые дни наблю-

[1] А. В. Благовещенский наблюдал относительно высокую интенсивность фотосинтеза на Памире при вдвое меньшем против обычного содержании углекислого газа. В исследованиях О. В. Заленского (1955) отмечается, что высоко в горах часто наступает депрессия фотосинтеза, переходящая в выделение углекислого газа.

дается депрессия фотосинтеза, а на 15-й день интенсивность фотосинтеза постепенно повышается и возрастает до величины, значительно превышающей первоначальную. После перенесения в обычную атмосферу эти растения продолжали фотосинтезировать интенсивнее, чем контрольные. Так, у столовой свеклы интенсивность фотосинтеза увеличилась в два раза: с 7,5 до 15 *мг*. По-видимому, за время пребывания в новых условиях растения к ним адаптируются.

В атмосфере с повышенным содержанием углекислого газа растения заметнее, чем обычно, дифференцируются по интенсивности фотосинтеза. У растений одинакового календарного возраста, но различного онтогенетического состояния, интенсивность фотосинтеза различна. Рюш (Jürgen, Ruch, 1935) сообщает, что в вегетационном домике при увеличении содержания углекислоты до 0,5% удавалось существенно повысить урожай (на 100% и больше). Он считает, что и в естественных условиях, при прочих оптимальных условиях, углекислота может быть ограничивающим фактором. В связи с этим он изучал, имеют ли значение ветрозащитные полосы для повышения содержания углекислого газа. Опыты показали, что содержание углекислого газа на участках, ограниченных полосами, бывает выше только рано утром. Однако автор полагает, что можно и в ограниченных ветрополосами участках давать дополнительное количество углекислого газа, которое там будет задерживаться дольше, чем на открытых участках. Для улучшения углеродного питания свеклы в условиях депрессии содержания углекислого газа Н. М. Константинов (1950) применил газирование поливной воды углекислым газом и мульчирование (как источник CO_2) отдельно и с поливом водой. При шестикратном поливе с углекислым газом (100 *т* воды и 300 *кг* CO_2 на 1 *га*) был получен следующий эффект: полив водой дал прибавку урожая 18% (49 *ц/га*), а полив газированной водой (CO_2) — 46% (117 *ц/га*). Величина листовой пластинки была больше, чем в контроле. Достоинство полива газированной водой заключается в простоте способа и относительно медленном (до шести дней) освобождении углекислоты из воды, впитавшейся в почву.

Попытки повысить концентрацию углекислоты в поле известны уже давно. Так, Ф. Ридель (цит. по Журбицкому, 1928) в опытах с утилизацией очищенных дымовых газов получил увеличение урожая свеклы в 1,5 раза по сравнению с контролем. Люндегард (Lundegårdh, 1924) получил прибавку урожая корней свеклы на 10% при подкормке чистым углекислым газом и около 25% при добавлении навоза как источника углекислого газа, а не как почвенного удобрения. В опытах Стоклазы с увеличением концентрации углекислоты до 0,1, 0,22 и 0,30% также наблюдалось увеличение веса корня соответственно на 234, 250 и 272 *г*. В полевых опытах опытной станции в Монстере, где углекислоту давали ежедневно в течение 2 *ч* утром и 2 *ч* после полудня, получен урожай свеклы в 1075 *ц/га* против 875 *ц/га* в контроле (Ковалев, 1934). В вегетаци-

онном опыте З. Журбицкий (1928) давал углекислый газ по утрам 44 раза из расчета, чтобы в воздухе, окружающем растения, было около 5% углекислого газа. Удобрение дало положительный результат. Аналогичные данные получили Томас и Хилл (Thomas a. Hill, 1959). В вегетационных опытах они обнаружили, что при недостатке сернокислых солей растения не в состоянии использовать повышенные количества углекислого газа: интенсивность фотосинтеза не изменялась. То же явление наблюдалось и у листьев, страдающих хлорозом.

Эти результаты позволяют считать, что и в естественных условиях повышенное содержание углекислого газа в воздухе приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза и повышению урожая. Поэтому улучшение условий для поступления углекислого газа (ликвидация дневной депрессии и освежающие поливы с удобрением CO_2) должно найти применение в качестве мероприятий для повышения урожая.

Свет. Свет существен не только как фактор, обусловливающий фотохимический процесс, но и действующий на все растение, на всю клетку в целом, на плазму клетки и, в частности, на ее проницаемость и вязкость. Интенсивность фотосинтеза зависит не только от количества света, поглощенного хлорофиллом, но и от светового возбуждения всей пластиды в целом, в том числе и бесцветной части — стромы.

Для наибольшей эффективности фотосинтеза нужен нормальный свет, поскольку отдельные части спектра имеют разное значение в этих процессах. Как энергетический фактор особенно важен красный свет (Тимирязев, 1875), менее эффективен синий. Н. П. Воскресенская и А. А. Ничипорович выравнивали интенсивность красного и синего света по числу квантов и нашли, что на красном свету чаще накапливается больше сухого вещества, чем на синем. При этом доля углеводов в последнем случае была меньше. По-видимому, синий свет благоприятствует прохождению вторичных реакций, которые создают условия для синтеза белков.

А. Ф. Клешнин (1954), сопоставляя итоги различных исследований, пришел к заключению, что максимальная листовая поверхность, максимальное содержание хлорофилла, наибольшая интенсивность фотосинтеза и наиболее быстрое развитие наблюдаются при выращивании в оранжево-красных лучах и в меньшей степени в фиолетовых. Центральным энергетическим пунктом в листе является хлоропласт. Другие процессы — синтез белков, образование витаминов, каротиноидов, антоцианов, деятельность ферментов и ростовых веществ — идут более благоприятно в синих и фиолетовых лучах (300—500 *ммк*). Здесь приемниками энергии являются каротиноиды, антоцианы и сама плазма. Таким образом, для нормальной жизнедеятельности необходим смешанный свет с длиной волны от 300 до 700 *ммк*. Необычные результаты получены Б. С. Мошковым (1953). В его опытах желто-зеленые лучи вызывали накопление сухого вещества не меньшее, чем оранжево-красные и

сине-фиолетовые. В лаборатории фотосинтеза Украинского института физиологии растений большая интенсивность фотосинтеза у свеклы была обнаружена в красном свете: она составила 75% от величины фотосинтеза в белом свете. На долю желтых и зеленых лучей пришлось только 28% (Оканенко и Починок, 1959).

А. Н. Данилов (цит. по Бриллиант, 1949), показал, что лучи той или иной длины оказывают не только прямое действие, но и вызывают раздражение живого вещества, которое сопровождается изменением интенсивности фотосинтеза, дыхания и других процессов. Желтые и зеленые лучи повышают активность клетки в отношении красно-оранжевых лучей. Синие и фиолетовые лучи, действуя на бесцветную строму пластид и на протопласт в целом, благоприятствуют использованию энергии инфракрасных лучей. Световые раздражения регулируют отношение растения к разным видам доступной ему энергии. В фотосинтезе используются и инфракрасные лучи. Они являются источником энергии для таких процессов, как изменение проницаемости, создание разности потенциалов, передвижение веществ внутри протоплазмы и т. д., в той или иной степени влияющих на интенсивность фотосинтеза. Результаты экспериментов А. Н. Данилова свидетельствуют об исключительной сложности процесса фотосинтеза и, в частности, о том, что на фоне разного физиологического состояния одни и те же источники света могут вызывать противоположный эффект.

Большое значение имеет возраст листа сахарной свеклы: в молодом и старом листе наибольшая интенсивность фотосинтеза возникает при разной силе света. Условия роста растений («световая подготовка») в известной мере определяют реакцию на свет в последующий период. При одинаковых условиях эксперимента ход кривой фотосинтеза у растений, прошедших разную световую подготовку, будет различным.

В природных условиях луч, прежде чем попасть на растение, должен пройти слой атмосферы, толщина которого изменяется в зависимости от высоты солнца над горизонтом. По мере приближения к горизонту свет становится все беднее и беднее синими и фиолетовыми лучами. В естественных условиях растению чаще приходится использовать диффузный свет, отраженный от облаков и частичек атмосферы; спектральный состав его отличается от солнечного преобладанием лучей с короткой волной. Кроме этого, в естественных условиях только верхние листья свеклы используют неизмененный свет. Средние листья используют свет, прошедший через верхние листья, т. е. лишенный самой активной части спектра. Так, опыты лаборатории фотосинтеза Украинского института физиологии растений (Х. Н. Починок) показали, что интенсивность ассимиляции у листа, находящегося в тени верхнего листа, была на 13% меньше, чем у незатененного листа того же яруса.

Изучение влияния интенсивности света на урожай и химический состав свеклы началось уже давно. Еще исследования 1878—1907 гг. показали, что растения, выросшие при недостатке света,

имеют меньший вес корня и больший вес ботвы. В годы с более сильным освещением сахаристость корней выше, в среднем за 10 лет на 2%. Стракош (Strakosch, 1906) исследовал свеклу, выросшую на полном солнечном свету и на диффузном. В последнем случае значительно (на 60%) ниже был вес корней и снизилась сахаристость; количество сахаров в листьях было больше, чем у свеклы, выросшей на солнце. Штрёмер, Брим и Фаллада (Strömer, Briem, Fallada, 1911) произвели несколько аналогичных опытов. В одном из них авторы исследовали свеклу, выросшую на полном свету и в тени деревьев, дававших тень после полудня (табл. 45). Корни

Таблица 45

Химический состав свеклы, выросшей на полном солнечном свету и в тени

Показатели	На солнечном свету		В тени деревьев	
	листья	корни	листья	корни
Вес, *г*	374,00	493,00	911,00	433,00
Содержание, %:				
сахароза	1,20	17,70	0,30	14,80
редуцирующие сахара	2,14	—	2,00	—
Состав сухого вещества, в %:				
сахароза	12,26	75,02	4,29	69,16
пентозаны	8,51	5,69	8,40	7,79
редуцирующие сахара	21,88	—	16,90	—
другие безазотные экстрактивные вещества	3,45	4,27	5,89	2,45
клетчатка	14,95	7,45	17,66	7,53
белковый азот	12,36	4,14	14,16	3,89
небелковый азот	6,22	0,63	11,45	4,81
жир	1,74	0,27	1,12	0,27
Зола (общее количество, %)	18,63	2,53	20,19	4,10
щавелевая кислота	2,74	0,53	4,09	1,66
окись Fe и Al	2,15	0,21	0,20	0,19
окись Ca	1,25	0,31	1,28	0,31
окись Mg	0,67	0,20	0,70	0,20
окись K	3,18	0,70	5,27	1,32
окись Na	3,70	0,17	3,35	0,48
окись Ce	1,55	0,03	4,14	0,19
фосфорная кислота	0,64	0,20	1,01	0,39

свеклы, выросшие на открытом солнце, были богаче сахаром, содержали меньше вредного азота, хлора, щавелевой кислоты, калия и натрия. Вычисляя содержание минеральных веществ по количеству накопленного сахара, авторы получили в 3—4 раза бо́льшую величину для свеклы, выросшей в тени. Это заставило их заключить, что урожай свеклы в большой степени зависит от интенсивности света. Свет в утренние и вечерние часы неравноценен. Лишение растений света в утренние часы задерживает прирост массы корня больше, чем лишение в дневные часы. Даже расположение рядков свеклы имеет значение. По данным немецких ученых, рядки

свеклы лучше располагать с востока на запад — растения при этом попадают в более благоприятные условия освещения.

В. И. Виткевич (1954) пишет, что при посеве с севера на юг в полуденные часы каждое растение затеняет своего соседа, и во всем ряду на свету оказываются только верхние освещенные листья. Утром и вечером все эти растения хорошо освещены. При посеве с запада на восток наблюдается обратная картина. Расчеты показывают, что при направлении рядов с севера на юг растения получают больше энергии, чем при направлении с запада на восток. Следует иметь в виду, что в дневные часы солнечные лучи содержат больше коротких волн. Поэтому различно направленные ряды облучаются волнами различной длины.

В. Б. Овсянников (1962) наблюдал несколько иную картину. Согласно его данным, в наиболее благоприятные условия освещения попадают растения в рядах, идущих с северо-запада на юго-восток, а затем с северо-востока на юго-запад. Несколько менее благоприятные условия создаются при направлении рядов с севера на юг и еще менее благоприятные — с запада на восток, поскольку в последнем случае они длительное время (в утренние и вечерние часы) затенены, а в большей части дня освещены только с южной боковой стороны ряда. Накопление органического вещества у кормовой свеклы (на основании дневного хода фотосинтеза по методу Сакса) при разных направлениях рядков в одно и то же время идет по-разному. Поэтому в одном случае в посевах, расположенных с северо-запада на юго-восток, урожай корней был больше, чем в рядках, расположенных с запада на восток, на 6%, в другом случае — на 27%. При квадратном способе посева лучшие условия (урожай выше на 13%) создаются при расположении сторон квадратов с северо-запада на юго-восток и с северо-востока на юго-запад. Имеются и более сложные соображения для расчета расположения рядков в связи с широтой и долготой места. Однако они требуют экспериментальной проверки. В каждой климатической зоне этот вопрос должен быть разрешен экспериментально. Высокая интенсивность солнечного света не всегда благоприятна. Еще К. А. Тимирязев наиболее благоприятной для работоспособности листа величиной считал примерно половину интенсивности солнечного света. Конечно, для каждого растения понятие «высокая интенсивность света» — величина относительная. Во всех случаях эта величина превышает ту, к которой растение адаптировано.

Вредное влияние интенсивного освещения изучали многие исследователи. Одни обнаружили при этом закрывание устьиц, другие наблюдали перемещение хлоропластов с тангентальных стенок клеток на радиальные, что влечет уменьшение активной поверхности и доступа углекислоты. В некоторых случаях при этом происходит нарушение состояния клеток, выражающееся в разрушении хлорофилла, изменении коллоидных свойств хлоропласта и протоплазмы, в крайних случаях переходящих в необратимые. Третья группа ис-

следователей сводит действие сильного света к фотооксидативному разрушению пигментов или стромы. Четвертые намечают сложный путь действия света высокой интенсивности на фотосинтез: снижение проницаемости плазмы, уменьшение доступа CO_2, обратимое торможение и фотооксидация.

Температурные условия. Этот фактор сильно влияет на интенсивность фотосинтеза. В естественных условиях высокая интенсивность света обычно сопровождается и относительно высокой температурой воздуха; последняя усугубляет вредное действие интенсивного света и приводит к возникновению так называемых критических периодов. Такое явление в весьма четкой форме наблюдается на Первомайской селекционной станции (Северный Кавказ). Критические периоды выражаются в том, что из-за недостатка влаги в воздухе, интенсивного солнечного освещения и высокой температуры воздуха листья сахарной свеклы перегреваются, подача воды снизу отстает от расхода на транспирацию, нарушается водный баланс, листья начинают подвядать, усвоение углекислоты прекращается. Подвядающие листья постепенно отмирают. Отмирание идет настолько интенсивно, что за декаду из сомкнутой в рядах ботвы остаются только верхние листья. В сентябре с понижением температуры и инсоляции, а также с возобновлением осадков начинается рост новых листьев. Это сопровождается расходом сахара, накопленного в корне, и понижением сахаристости свеклы.

Е. Е. Маргацкий (1955) для уменьшения перегрева листовой ткани наносил белый слой на верхнюю поверхность листьев. На ведро воды брали 200—300 *г* гашеной извести, а для того, чтобы побелка лучше прилипала к листу, прибавляли 200 *г* патоки. Исследования показали, что температура опрысканных листьев в жаркие часы дня ниже, чем температура контрольных листьев. Даже температура почвы под побеленными растениями понижается. Число листьев у побеленных растений было больше, чем у контрольных. В жаркие безоблачные дни побеленные растения всегда меньше подвядали, чем контрольные. Побеленные растения принесли больший урожай, причем в годы жаркие и сухие (1934 и 1936) эффект побелки был больше, чем во влажные годы (Елецкая и др., 1957). В среднем прирост урожая от побелки равнялся 10%.

Этот опыт был повторен нами совместно с О. М. Ничипоренко (Оканенко, 1951) в Киргизии, где достаточное количество тепла, света и влаги (поливной) в первый период вегетации содействует воспитанию влаголюбивых растений. Во вторую часть вегетации при обилии солнечного света, высокой температуре воздуха и низкой относительной влажности временами создаются неблагоприятные условия для ассимиляции. Растения, опрысканные углекислой известью, имели бо́льшую листовую поверхность и больший по сравнению с контролем вес корня (109,5%).

Одновременно И. И. Колосов (1944) изучал влияние побелки известью листьев свеклы и высадок в поле и в вегетационном опыте во Фрунзе. В вегетационном опыте он наблюдал значительное

уменьшение интенсивности транспирации, уменьшение степени увядания листьев и увеличение веса корня свеклы. В поле урожай семян у высадков увеличился на 26%.

Для смягчения остроты «критического периода» на Первомайской станции (Северный Кавказ) Л. Е. Елецкая, А. Т. Левандовская, С. П. Севастьянов и А. С. Оканенко (1957) применили другой прием — обрызгивание листьев раствором бордосской жидкости. В этом случае необходимо считаться не только с физическим влиянием покрывающего слоя бордосской жидкости, меняющей цвет листьев, но и со специфическим действием меди, благоприятствующим удлинению жизнедеятельности листьев, изменению окислительно-восстановительных процессов и активности фермента полифенолоксидазы (Оканенко, Островская, 1958) и изменению содержания общей и связанной воды во время засухи (Школьник, 1950).

Опыты показали, что опрысканные листья находятся в лучших условиях водного режима, чем контрольные (обрызганные водой). Они лучше сохраняются и медленнее отмирают. Средние данные результатов, полученных в течение трех лет, свидетельствуют об увеличении урожая корней примерно на 30 *ц* с 1 *га,* повышении их сахаристости от 0,4 до 0,6% и как следствие этого — повышении сбора сахара с 1 *га* до 6—7 *ц*. Опыты, проведенные в Киргизии, дали аналогичные результаты (Оканенко, 1951).

Эти данные позволяют рекомендовать обрызгивание свеклы белителями, и в частности бордосской жидкостью, в районах с жарким безоблачным и сухим летом как агроприем для улучшения условий фотосинтеза и уменьшения отмирания листьев.

До 20-х годов нашего столетия были распространены представления Блекмана, выраженные им в виде закона ограничивающих факторов, который заключается в том, что интенсивность ассимиляции определяется тем фактором, который находится в минимуме. Люндегард (Lundegårdh, 1924, 1927) произвел ревизию закона и пришел к другим результатам, изложенным им в виде относительного закона ассимиляции, который звучит так: если один фактор находится в минимуме, а другой, не достигший минимума, возрастает, то и интенсивность ассимиляции не остается на данном уровне, а увеличивается.

Взаимоотношение этих факторов для фотосинтеза свеклы Люндегард изучал при следующих условиях: а) на полном солнечном свету при нормальном содержании углекислоты (0,03%), б) при $^{1}/_{25}$ нормального света (ацетиленовая лампа) и нормальном содержании углекислоты, в) на полном солнечном свету и при повышенном содержании углекислоты (0,84%) и г) при $^{1}/_{25}$ нормального света и содержании углекислоты 0,84%. Исследования производились с листом, отделенным от растения и помещенным во влажные условия (рис. 33). В этом случае получаются величины, характеризующие фотосинтетическую способность, так как под интенсивностью фотосинтеза мы подразумеваем величину фотосинтеза у неотделенных листьев в естественных условиях.

На рисунке видно, что с изменением интенсивности света и концентрации углекислоты происходит передвижение оптимума температуры ассимиляции. В условиях минимума света и углекислоты оптимум температуры лежит при 10—11°С (кривая 1); при полном солнечном свете и нормальном содержании углекислоты он поднимается до 19°С (кривая 2) и при полном солнечном свете и повышенной концентрации углекислоты он наступает при 35—36° С (кривая 4). Если интенсивность света мала, а концентрация углекислого газа повышена, то оптимум температуры ассимиляции лежит относительно высоко — около 34° С (кривая 3). При понижении температуры интенсивность ассимиляции быстро падает, особенно при минимальной интенсивности света (кривые 1, 2, 3). Однако при низких температурах увеличение содержания углекислоты вполне компенсирует понижение интенсивности света (ср. кривые 2 и 3). Влияние интенсивности света и концентрации углекислоты интерферируется с влиянием температуры так, что высота кривой ассимиляции и ее температурный оптимум возрастают с увеличением интенсивности света и концентрации углекислоты.

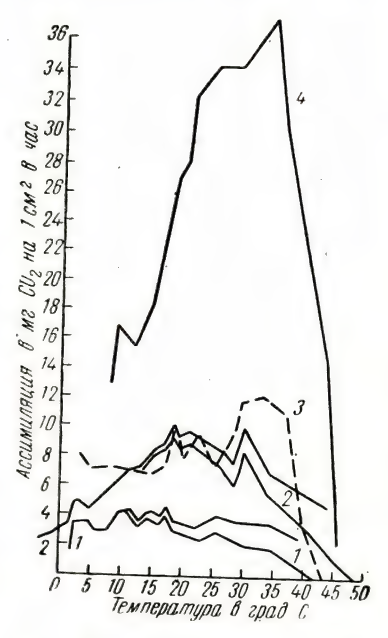


Рис. 33. Интенсивность ассимиляции при различной температуре, напряженности света и концентрации углекислого газа (по Lundegårdh, 1927):

1 — минимум света и углекислоты; 2 — полный солнечный свет и нормальное содержание углекислоты; 3 — интенсивность света мала, а концентрация углекислоты повышена; 4 — полный солнечный свет и повышенная концентрация углекислоты

Относительное использование света и углекислого газа в зависимости от температуры представлено в табл. 46.

Кривая использования света поднимается с увеличением температуры до слабого оптимума, который наступает около 25°С. Люндегард полагает, что при этих условиях ускоряется образование ассимиляционного энзима, содействующего использованию света. Использование углекислого газа в этом интервале температур низкое, но оно быстро возрастает при повышении температуры, так как возникают условия для процессов, не зависящих от света, — темновых реакций, идущих при участии энзима, активность которого с повышением температуры возрастает. Кроме того, существует реакция, которая с поднятием температуры сначала медленно, а затем все быстрее понижает ассимиляционный процесс, что и является причиной температурного оптимума. Об этом можно судить по количеству углекислого газа (в миллиграм-

Таблица 46

Отношение величин интенсивности ассимиляции при разных условиях освещения, содержания углекислого газа и температуры

Температура, °C	Свет $\frac{1/1 \text{ солн.}}{1/25}$		$\frac{0,84\% \ CO_2}{0,03\% \ CO_2}$	
	0,03% CO_2	0,84% CO_2	свет 1/25	свет 1/1
0—5	1,3	—	—	2,2
5—10	1,7	—	2,3	—
10—15	1,9	2,5	1,8	2,4
15—20	2,3	2,9	1,9	2,5
20—25	2,9	3,3	2,4	3,2
25—30	3,1	4,2	2,1	4,2
30—35	2,2	3,1	3,0	4,1
35—40	2,0	3,2	3,3	5,2
40—45	—	3,7	6,0	3,5

мах), выделенного на площади в 100 *см*² за 1 *ч* в зависимости от температуры:

12,0° 0,90
14,5° 0,80
20,0° 1,10
26,0° 1,58
30,5° 2,60
37,5° 3,56
41,0° 4,66
47,0° 2,42

Если значения освещенности и содержания углекислого газа минимальны, то темновая реакция тормозится уже при низкой температуре, и кривая после первого подъема принимает горизонтальное направление до начала угнетающей реакции. Если только один фактор, например содержание углекислого газа, находится в минимуме, то получается аналогичная картина, но ассимиляция начнет тормозиться, когда достигнет высшей интенсивности. Приведенные на рис. 33 кривые характеризуют общий газообмен. Если сделать поправку на дыхание, то верхние ответвления кривой ассимиляции от кривых *1* и *2* будут понижаться медленнее; при минимальных условиях (кривая *1*) ассимиляция в интервале от 10 до 35°C изменяется мало. Различия в использовании углекислого газа и света имеют большое практическое значение. Искусственное добавление углекислого газа эффективно при относительно высокой температуре как при высокой, так и при низкой интенсивности света. В этом случае относительное использование ее вдвое выше, чем при низкой и средней температурах. Этот факт должен быть использован при оранжерейной культуре свеклы.

Работы Люндегарда с отрезанными листьями были продолжены в Тирлемонской лаборатории (Rouboux, 1941, 1947). В том случае, когда воздух содержит обычное количество углекислого газа и влажность воздуха равна 100%, получены следующие результаты.

1. Оптимальная для фотосинтетической активности температура лежит между 20 и 28°C. В этом интервале она изменяется мало вследствие лимитирующего значения содержания углекислого газа. Увеличение температуры выше 30°C сопровождается явным понижением фотосинтетической активности.

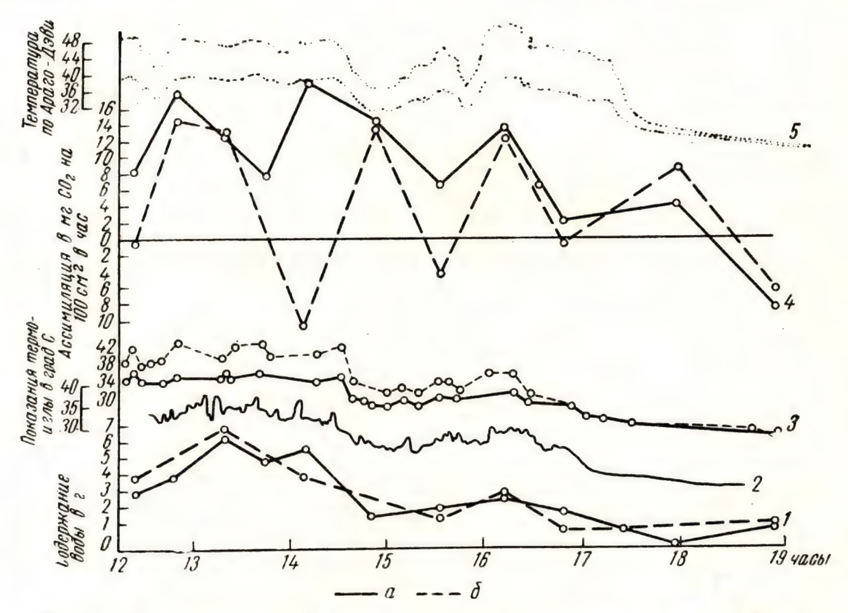


Рис. 34. Ход фотосинтеза у листьев свеклы различных сортов (по Вотчалу и Кекуху, 1929):

1 — транспирация; *2* — температура термоиглы; *3* — температура листьев; *4* — величина ассимиляции CO_2; *5* — инсоляция по Араго—Деви; *а* — урожайный сорт Харьковской станции; *б* — сахаристый сорт Кальниковской станции

2. Фотосинтетическая активность быстро возрастает с повышением интенсивности освещения до 15 000 *лк*. При дальнейшем повышении интенсивности освещения фотосинтетическая активность нарастает слабее (до 56 000 *лк*), а дальше еще медленнее поднимается до 90 000 *лк* и выше (солнце без облаков). Так, при 28°C фотосинтетическая активность (в *мг* CO_2 на 100 *см²* в 1 *ч*) у листьев свеклы сортов Гелисхо и Клейнванцлебен была:

	Гелисхо	Клейнванцлебен
7 000 *лк*	6,0	6,0
14 000 *лк*	12,4	7,6
56 000 *лк*	18,0	11,6
91 000 *лк*	19,8	15,2

При увеличении содержания углекислого газа до 3 *мг* в 1 *л* фотосинтетическая активность увеличивается с повышением температуры и интенсивности освещения. При интенсивности освещения

56 000 *лк* фотосинтетическая активность с повышением температуры возрастает следующим образом:

	3 *мг* CO_2 в 1 *л*	0,6 *мг* CO_2 в 1 *л*
15°	13,0	13,0
20°	22,4	14,4
25°	29,0	15,0
35°	37,4	13,0
40°	32,0	14,0

Следовательно, оптимум температуры перемещается до 35°С, а фотосинтетическая активность увеличивается в 2—3 раза.

При повышенном содержании углекислоты с увеличением интенсивности освещения фотосинтетическая активность резко увеличивается. При 35° С фотосинтетическая активность изменялась следующим образом:

7 000 *лк*	8,0
14 000 *лк*	18,0
56 000 *лк*	45,0
91 000 *лк*	62,0

Руководствуясь этими данными, в полевых условиях содержание углекислого газа увеличивали в 5—6 раз; интенсивность фотосинтеза при этом возрастала, что сопровождалось увеличением веса листвы на 39—40% и увеличением веса корня на 10%.

По В. Чеснокову и Е. Базыриной (1930), прямым ограничивающим интенсивность фотосинтеза фактором является только скорость поступления углекислого газа в хлоропласты. При повышении температуры и интенсивности света проницаемость плазмы увеличивается; при повышении концентрации углекислого газа скорость диффузии также растет. Таким образом, все факторы могут заменять друг друга. Следовательно, закон ограничивающих факторов реален только тогда, когда один из факторов равен или близок к нулю.

Взаимоотношения этих факторов более удачно обобщил В. Н. Любименко (1933). Он считал, что в процессе фотосинтеза сила света, концентрация углекислого газа и температура являются сопряженными факторами, влияющими совместно и взаимно таким образом, что эффективность каждого из них возрастает при увеличении количества или напряженности остальных двух.

Однако в действительности все обстоит значительно сложнее, поскольку качественное и количественное выражение влияния любого фактора осложнено тем, что на любое воздействие живой организм реагирует не только изменением хода того процесса, на который данное воздействие направлено непосредственно, но и отзывается изменением ряда процессов как неделимая живая система.

ДИНАМИКА АССИМИЛЯЦИИ УГЛЕРОДА В НОРМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВЕГЕТАЦИИ СВЕКЛЫ И ПРИ НАРУШЕНИИ ВОДНОГО И ТЕПЛОВОГО РЕЖИМОВ

В приведенных опытах Люндегарда изучение действия сочетания факторов производилось на листьях или на частях листа при константных прочих условиях. Между тем целое растение в окружающей его меняющейся жизненной обстановке ведет себя иначе, чем часть листа, помещенная в однообразные условия. В работах ВНИС впервые в нашем Союзе растения сахарной свеклы и среда были изучены как одно целое (Вотчал, Толмачев, 1926; Вотчал, 1938).

Учитывали газообмен, транспирацию и температуру листьев. Экспериментальные установки были вынесены в поле. Опыты производили в течение целого дня. Инсоляция за это время изменялась вследствие прохождения облаков. Перемены ее регистрировали ежеминутными отсчетами актинометра Араго-Деви. Определение газообмена производилось в токе воздуха с нормальным содержанием углекислого газа. Конструкция камер, поглотительных аппаратов и аспираторов обеспечивала достаточную скорость тока воздуха. В сущности, изучали суммарный процесс газообмена, ибо отдельно изучать видимый фотосинтез и дыхание и вносить поправки для получения истинных цифр фотосинтеза нельзя, так как интенсивность дыхания на свету и в темноте глубоко различна.

Ассимиляция возрастала с утра с увеличением интенсивности света и температуры, но днем часто снижалась при усилении инсоляции, и вновь возрастала при ее ослаблении. У некоторых растений (в жаркую погоду) поглощение углекислого газа не только снижалось, но сменялось обратным процессом — выделением углекислоты. Это явление, констатированное в 1925 г. в лаборатории физиологии ВНИС (Вотчал, Толмачев, 1926) и названное Вотчалом ассимиляционной депрессией, позже было подтверждено Костычевым с сотрудниками и другими авторами. Собственно впервые выделение листьями углекислого газа днем наблюдал Мюллер (цит. по Lundegårdh, 1924), а позже Люндегард, (1924), но они прошли мимо этих фактов.

На рис. 34 изображен ход ассимиляции углерода у растений сахарной свеклы в условиях жаркой погоды в первую половину дня. Процесс газообмена все время менялся: при безоблачном небе относительно часто ассимиляция углекислоты прекращалась и началось ее выделение; появление облаков возвращало процесс газообмена в норму; новое усиление инсоляции опять приводило к падению ассимиляции углекислого газа.

Температура за листом растения *б* все время была на 3—5° выше, чем температура в камере другого листа, несмотря на скорость тока воздуха, пропускаемого через камеру, — 100 *л* за 20 *мин.* Результаты опыта свидетельствуют, что на общем фоне повышенной температуры камеры дневной ход фотосинтеза понижен и часто

прерывается депрессией, переходящей в выделение углекислого газа. У другого растения при менее повышенной температуре депрессия была значительно слабее. У растения *а* ассимиляция изменялась в общем в том же направлении, что и у растения *б*. Но депрессия в ассимиляции у первого ни разу не переходила за компенсационный пункт. В сумме ассимиляция у растения *а* составляла 60,9 *мг* углекислого газа, у *б* — 29,9 *мг*. Совсем другая картина наблюдалась при относительно прохладной погоде, когда облака часто закрывали солнце.

Из этих данных следует, что только изучение динамики фотосинтеза поможет выяснению истинной картины процесса и даст дневную интегральную величину из всех отдельных величин фотосинтеза.

В одном из опытов, проведенных И. М. Толмачевым в 1925 г., исследовалась ассимиляция углекислого газа (в *мг* на 100 *см*² за 1 *ч*) у растения весеннего посева (т. е. относительно старого) и растения летнего посева в разные часы дня:

	Старое растение	Молодое растение
8 *ч* 18 *мин* — 8 *ч* 50 *мин*	8,7	15,0
10 *ч* 00 *мин* — 10 *ч* 25 *мин* . . .	10,3	25,5
1 *ч* 29 *мин* — 2 *ч* 2 *мин*	—7,7	10,3

В этом опыте впервые в СССР днем обнаружено выделение, а не ассимиляция CO_2. Выделение наблюдалось у растений более взрослых, т. е. депрессия ассимиляции в большей степени свойственна старым растениям.

Различия в динамике ассимиляции наблюдаются у разных растений одного и того же сорта (рис. 35).

При неизменной инсоляции у разных экземпляров подъемы и снижения ассимиляции не совпадают во времени. Очевидно, причиной такого явления является внутреннее состояние листа. При высокой температуре и освещенности параллельно снижению ассимиляции в листе свеклы развиваются процессы, приобретающие при крайнем развитии патологический характер: листья привядают и свисают. В этом состоянии они или слабо ассимилируют, или даже выделяют углекислый газ. Оправившись от привядания, когда набегут облака, листья быстро переходят к ассимиляции. Такие колебания тургора имеют ясно выраженную периодичность, которая при киносъемке выявляется в виде постоянных колебаний листьев. В то же время наблюдаются изменения в физических свойствах листовой ткани: поверхность листа теряет блеск, становится матовой; уменьшается эластичность листа; при растягивании листа блеск возобновляется.

Эти явления представляют последовательно развивающуюся картину глубокого расстройства комплексного физиологического баланса. Исходным является расстройство водного баланса. Уси-

ливающееся испарение с поднятием солнца в знойные безоблачные дни приводит к уменьшению содержания воды в тканях. Если подача воды снизу отстает от ее расхода в процессе испарения, наступает расстройство водного баланса, которое приводит к снижению испарения. При улучшении водоснабжения испарение временно увеличивается, но вслед за этим быстро наступает новое падение.

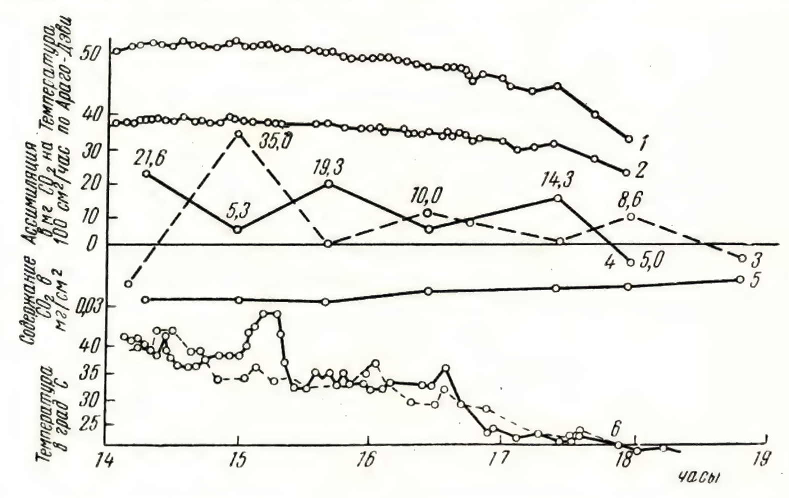


Рис. 35. Ход фотосинтеза у двух растений свеклы (по Вотчалу и Кекуху, 1929):

1, 2 — показания черного и блестящего термометров актинометра Араго—Деви; *3* — ассимиляция CO_2 растением сорта Кальник A; *4* — ассимиляция CO_2 растением сорта Кальник B; *5* — содержание CO_2 в воздухе; *6* — температура листьев

Растение начинает «лихорадить», а затем вследствие дальнейшего уменьшения содержания воды в его тканях еще больше снижается испарение и начинается подвядание. Оправляется растение только при появлении облаков. Расстройство водного баланса, сопровождаемое длительным понижением испарения, приводит к расстройству температурного режима и вызывает нарушение обмена веществ. Уже одно повышение температуры увеличивает интенсивность дыхания; если же это идет одновременно с подвяданием, выделение углекислого газа еще усиливается. Выделение углекислого газа сначала снижает видимый эффект фотосинтеза, а затем, когда интенсивность ассимиляции падает, перекрывает его, что и улавливают приборы в виде вспышки дыхания днем.

До тех пор, пока нарушения водного режима нет, физиологические процессы у растений протекают в соответствии с воздействием внешних факторов. Как только появляются признаки расстройства водного баланса, а затем и физиологического режима, влияние этих новых внутренних факторов становится ведущим, и действие внешних факторов отходит на второй план. В этом заключается сущность особенностей физиологии природных изменчивых условий

(Вотчал, 1938). Следовательно, связь между испарением и фотосинтезом реализуется не по линии физико-химической связи процессов испарения воды и усвоения углекислоты, а по линии влияния испарения на конституционные условия процесса ассимиляции в клетке.

В популяции сорта есть экземпляры, устойчиво удерживающие нормальную физиологическую динамику, дающие в знойную погоду небольшие отклонения, и малоустойчивые, дающие сильные отклонения.

Дальнейшие исследования проводились в лаборатории биохимии и фотосинтеза Украинского института физиологии растений. Установка для фотосинтеза была упрощена и улучшена Х. Н. Починком (1959).

Растения сахарной свеклы воспитывали с весны при влажности почвы 40, 60 и 70% от полной влагоемкости. В вегетационные сосуды с черноземной почвой вносили питательную смесь ВНИС[1]. Перевод на заданную влажность произведен 19/V (посев 6/V). Интенсивность фотосинтеза определяли 8 и 10/VIII. В эти сроки она была примерно одинаковой во всех вариантах, невзирая на различие в содержании воды. С 15/VIII всем растениям создали влажность 30%, а с 23/VIII их снова перевели в условия первоначальной влажности. У растений, переведенных с 40%-ной влажности на 30%-ную, в первые дни интенсивность фотосинтеза несколько понизилась, но в дальнейшем осталась на том же уровне. У растений, выращенных при 60%-ной и 70%-ной влажности почвы, интенсивность фотосинтеза в первые дни резко снизилась, даже наблюдалось выделение углекислого газа на свету. При этом содержание общего количества воды в листе оставалось прежним, а содержание свободной воды уменьшалось (рис. 36). Через 1—3 дня после депрессии интенсивность фотосинтеза начала увеличиваться и достигла 30—60% от первоначальной. В довольно короткий срок растения выходили из состояния депрессии.

Таблица 47

Интенсивность фотосинтеза у свеклы в зависимости от влажности листа

Влажность листа в % на сырой вес	Интенсивность фотосинтеза	
	мг/дм²/ч	% от контроля
82,6	12,0	100,0
81,8	12,5	104,0
81,2	12,1	101,0
80,6	10,6	88,5
80,2	9,3	69,0
79,8	5,6	46,6
79,2	2,9	24,1

После перевода растений на первоначальную влажность почвы интенсивность фотосинтеза у них постепенно восстанавливалась (Оканенко, Починок, 1959).

По-видимому, резкое различие в поведении растений, выросших при

[1] На 16 *кг* песка: $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ — 18,38 *г*, K_2HPO_4 — 4,8 *г*, KCl — 1,6 *г*, KNO_3 — 3,0 *г*, $NaNO_3$ — 4,91 *г*, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 8,1 *г*, $CaCO_3$ — 6,0 *г*, $Fe_2(SO_4)_3$ — 1,2 *г*, H_3BO_3 — 0,045 *г*, $MnSO_4 \cdot 5H_2O$ — 0,24 *г*, $Al_2(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$ — 0,1 *г*.

разной влажности почвы, объясняется изменением их структуры, возникшим в ранний период в условиях ограниченного водоснабжения.

Об этом свидетельствует ход фотосинтеза у двух растений сахарной свеклы, выращенных при 60%-ной и 40%-ной влажности. В сосуде с 60%-ной влажностью начиная с 22/VIII влажность по-

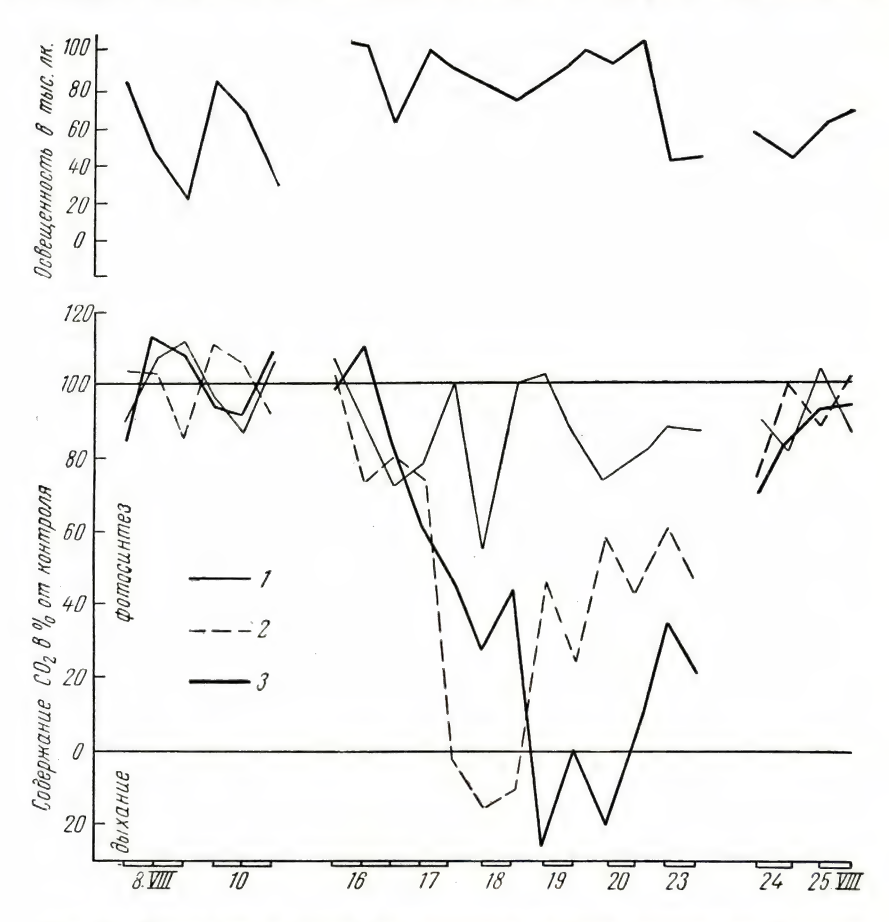


Рис. 36. Фотосинтез у свеклы при изменении водного режима (по Оканенко и Починку, 1959):

1 — растения, выращенные при 40%-ной влажности почвы; *2* — растения, выращенные при 60%-ной влажности; *3* — растения, выращенные при 70%-ной влажности

степенно снижали для создания временной почвенной засухи. Еще 19/VIII интенсивность фотосинтеза у этого растения была выше, чем у свеклы из сосуда с 40%-ной влажностью. 25/VIII в первые часы утра у свеклы, выросшей при 60%-ной влажности, интенсивность фотосинтеза была выше, чем у растения из сосуда с 40%-ной

влажностью. Но с 11 *ч* 40 *мин* фотосинтез начинает «лихорадить», депрессия выражена явно. В 12 *ч* 30 *мин* уже наблюдалось дыхание с перемежающимися компенсационными пунктами с 14 *ч* до 14 *ч* 35 *мин*; в 18 *ч* 35 *мин* фотосинтез прекратился, в то время как у свеклы, выросшей при 40%-ной влажности, фотосинтез протекал интенсивно. На следующий день (рис. 37, *А*) растения находились в условиях одинаковой влажности почвы (40%). У растения, переведенного на временную засуху, с 11 *ч* 30 *мин* началась депрессия фотосинтеза; на третий день хорошо было выражено дыхание, сменяющееся кратковременными вспышками фотосинтеза (рис. 37, *Б*). С 27/VIII это растение восстановило тургор, но в суточном ходе фотосинтеза у него по-прежнему преобладала депрессия. 29/VIII фотосинтез был ослаблен, рано началось дыхание (Оканенко, Батюк, 1960).

Изменение интенсивности фотосинтеза, сопровождающееся систематическим снижением влажности листьев, изучал Х. Н. Починок (1965). Эти опыты показали, что понижение влажности листа с 82,6 до 81,2% не отразилось на интенсивности фотосинтеза, и только при дальнейшем понижении влажности до 79,2% произошло резкое (на 76%) падение фотосинтеза (табл. 47).

Уменьшение влажности листа должно влиять на структуру клетки, так как объем ее сокращается. Если на первых этапах подвядания это существенно не отражается на внутренней организации клетки, то при дальнейшем подсыхании и уменьшении

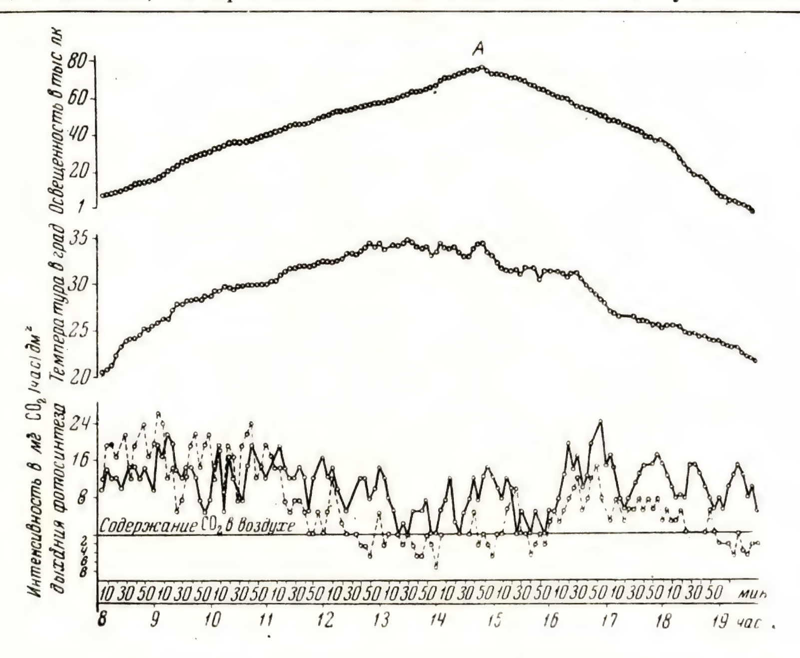
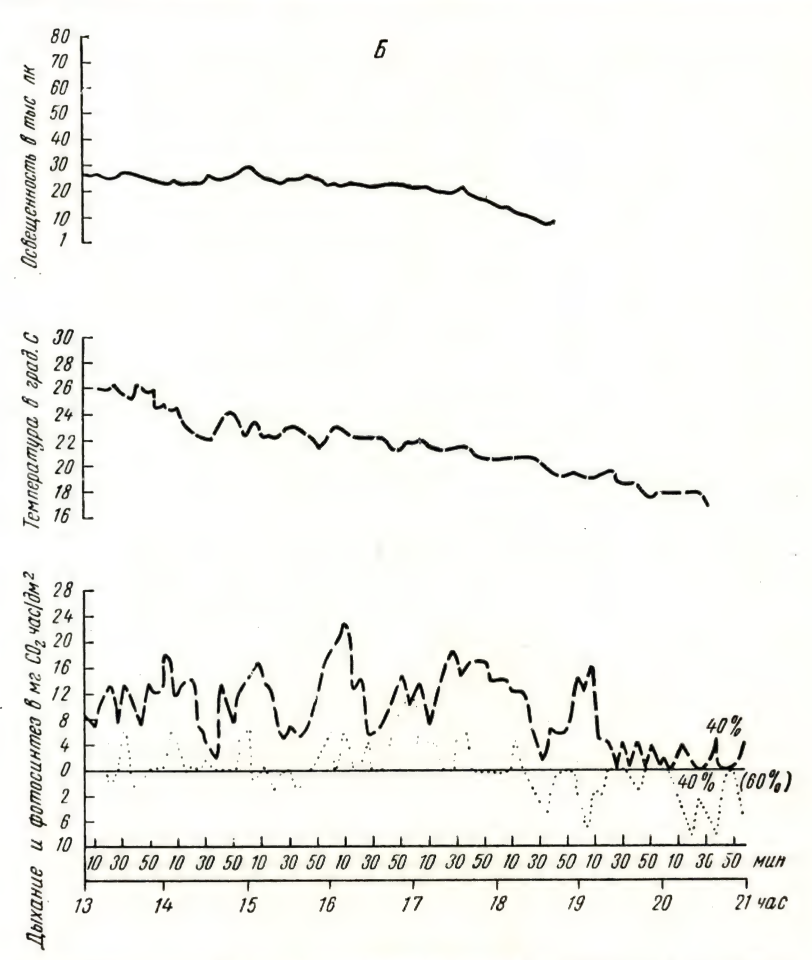


Рис. 37. Развитие депрессии фотосинтеза у растения сахарной свеклы,

объема структура может существенно нарушиться, что и приведет к полному прекращению фотосинтеза. Для того чтобы осветить причины этого явления, Х. Н. Починок одновременно с понижением влажности листа сахарной свеклы определял уменьшение его площади (табл. 48).

Следовательно, небольшое снижение влажности листа существенно влияет на изменение его площади и объема. Структура фотосинтетического аппарата нарушается, когда объем листа уменьшится до 45% от первоначального, что происходит при снижении содержания воды до 3—5%.

Поскольку при уменьшении влажности листьев уменьшается и их поверхность, то количество клеток, приходящееся на единицу



выращенного при 60%-ной влажности почвы: *А* — 25/VIII; *Б* — 26/VIII

Таблица 48

Влияние подсушивания листа сахарной свеклы на его плащадь и объем

Содержание воды в листе в % на сырой вес	Уменьшение, %		
	содержания воды	площади листа	объема листа
86,6	0	0	0
84,6	2,0	12,0	17,8
82,4	4,2	22,5	33,3
80,5	6,1	30,0	44,4

поверхности («упаковка клеток»), становится больше. Этим объясняется феномен «бриллиант», заключающийся в том, что при небольшом снижении влажности интенсивность фотосинтеза даже несколько увеличивается. При дальнейшем уменьшении влажности листьев понижение фотосинтеза клетки становится весьма значительным и перекрывает продолжающееся увеличение числа клеток на единицу поверхности. Отсюда следует, что при исследовании фотосинтеза в естественных условиях для получения правильных результатов необходимо производить расчет на единицу листовой поверхности после насыщения листа водой.

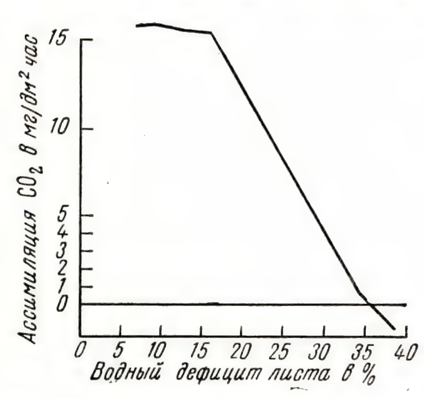


Рис. 38. Влияние водного дефицита листа на фотосинтез (по Починку, 1965)

Между тем известно, что в естественных условиях даже при достаточной влажности почвы листья всегда находятся в состоянии небольшого водного дефицита. При повышении водного дефицита до 15% (а у некоторых растений меньше) интенсивность фотосинтеза изменяется мало; при дальнейшем повышении она существенно снижается и при 37% доходит до компенсационной точки (рис. 38). Однако эти величины могут существенно изменяться в зависимости от влажности воздуха и сочетания других погодных условий.

На корреляционной решетке легко обнаружить связь между интенсивностью фотосинтеза и водным дефицитом листа. В 90 опытах при диапазоне водного дефицита от 6,1 до 33% коэффициент корреляции r оказался равным —0,62. Следовательно, величина водного дефицита является одним из важнейших факторов, определяющих интенсивность фотосинтеза, и поэтому изучение последней

должно происходить на фоне одинакового или близкого водного дефицита листа.

В опытах А. Курсанова, В. Благовещенского и М. Казаковой (1933), поставленных в Москве, все растения свеклы воспитывались вначале при оптимальной влажности и только перед началом опыта, на 30-й день вегетации, были переведены в сосуды с влажностью почвы 100, 60 и 30% от полной влагоемкости почвы.

На сухой почве в первые дни фотосинтез идет очень неравномерно, образуется мало ассимилятов, дыхание растений усиливается и уже через несколько дней после начала засухи наблюдается замедление роста. Через 10—12 дней после начала засухи картина меняется: интенсивность фотосинтеза становится выше, чем у растений других вариантов. Дыхание к этому времени ослабевает, а накопление органического вещества усиливается. Но вследствие меньших размеров ассимиляционной поверхности общая продукция сухого вещества у растений на сухой почве меньше, чем у растений в других сосудах. После 37 дней засухи интенсивность фотосинтеза в опыте на сухой почве продолжала быть выше, чем в опыте со средней влажностью почвы. Растения, переведенные в засушливые условия, очень быстро вырабатывают признаки засухоустойчивости. И, наоборот, в условиях 100%-ной влажности почвы растения, воспитанные на сухой почве, имели интенсивность фотосинтеза более низкую, чем в других вариантах опыта.

Завядание влияет на структуру последующих листьев, так как при подвядании вода оттягивается от почки, и почка оказывается в условиях, способствующих ксерофитному росту. После засухи у рас свеклы с большей величиной клеток первых листьев величина клеток уменьшается больше, чем у мелкоклетных рас (Завгородный, 1933). Однако при изменении влажности почвы наблюдаются более сложные явления в зависимости от других условий среды (Оканенко, Починок, 1959; Починок, Оканенко, 1959).

Фотосинтез у растений, достаточно обеспеченных влагой, обычно выше в ясную теплую погоду, когда усваивается основная масса углекислоты. У растений, вегетирующих в условиях ограниченной влажности, фотосинтез идет менее равномерно (табл. 49). Если после ясных жарких дней наступает облачная погода с понижением температуры, интенсивность фотосинтеза у этих растений понижается меньше, чем у растений, вегетирующих при оптимальной влажности (опыт 26/VI). Если же после облачных дней в первую половину дня наступает ясная погода, то интенсивность фотосинтеза возрастает у всех растений, в опыте с 40%-ной влажностью почвы иногда даже больше, чем в опыте с оптимальной влажностью. Но такое положение продолжается не долго. Уже во вторую половину дня, когда температура повышается, фотосинтез у растений в условиях меньшей влажности резко снижается (опыт 30/VII). Поэтому за длительный период количество усвоенной углекислоты бывает всегда выше у растений в сосудах с оптимальной влажностью почвы.

Таблица 49

Интенсивность фотосинтеза и транспирации у разных сортов свеклы при различной влажности почвы (*мг* CO_2 в 1 *ч* на 1 *дм*^{2})

Сорта, погодные условия	Влажность почвы	26 июня		30 июля 10 *ч* 35 *мин* — 11 *ч* 44 *мин*		14 *ч* 05 *мин* — 15 *ч* 21 *мин*		13 июля		3 сентября		Вес корня, *г*
		ассимиляция	транспирация	ассимиляция	транспирация	ассимиляция	транспирация	ассимиляция	транспирация	ассимиляция	транспирация	
Гиллесхо	40	17,1*	0,16	41,1**	2,27	6,0	4,32	25,2	6,90	33,7	4,87	347
	60	7,3	0,19	37,5	2,54	26,0	5,78	31,2	9,51	16,5	4,87	453
Янаш	40	18,7	0,25	42,5	2,43	15,5	5,89	26,8	8,90	18,2	5,08	298
	60	9,0	0,52	40,8	2,35	37,4	6,16	35,5	9,75	17,2	4,36	415
Р 06	40	12,8	0,23	47,2	2,80	19,9	5,62	29,6	6,57	28,3	5,78	334
	60	6,4	0,68	51,8	3,76	37,7	5,86	36,1	8,95	14,3	5,04	555
Инсоляция, *кал* на 1 *см*	—	0,12	—	0,82	—	1,11	—	1,20	—	1,37	—	—
Температура воздуха, °С	—	18,6	—	19,5	—	24,0	—	27,7	—	22,5	—	—
Влажность воздуха, %	—	79,0	—	86,0	—	65,0	—	43,0	—	43,0	—	—

* После ясных дней облачная погода.
** После облачной погоды ясно.

С. П. Костычев с сотрудниками исследовал фотосинтез растений в Заполярье, средних широтах и в субтропиках. Основной вывод из этих работ сводится к тому, что внешние факторы — температура, интенсивность света, концентрация углекислоты, содержание воды и пр. — действуют на сам процесс фотосинтеза не только непосредственно, но и косвенно как раздражители плазмы. В связи с этим необходимо учитывать предшествующую историю каждого растения и каждого листа и помнить, что резкие колебания в суточном ходе фотосинтеза зависят от тех особенностей внешней среды, в которых растение находилось в предшествующие дни (Костычев и Берг, 1930; Костычев, 1934; Kostytschew, 1931).

В конечном итоге все проведенные исследования показали, что суточный ход фотосинтеза связан с действием не только внешних факторов, но и с внутренними особенностями растений.

П. С. Беликов и М. В. Моторина (1958) показали, что и в факторостатных условиях при обычном чередовании света и темноты у некоторых из изученных ими растений наблюдается такой же дневной ход фотосинтеза, как и в естественных условиях с изменяющимися факторами внешней среды. Растения, выращенные при круглосуточном освещении, в ходе фотосинтеза обнаруживают определенный ритм, но подъемы и спады кривой сменяются чаще, вследствие чего ход фотосинтеза имеет вид многовершинной кривой, и совпадение ночных депрессий с астрономическими ночными часами нарушается. Авторы приходят к заключению, что суточный ритм фотосинтеза наследственно закреплен, однако экспериментальные данные свидетельствуют о возможности усвоения новых ритмов.

При изучении фотосинтеза на Памире О. В. Заленский (1955) наблюдал, что после холодных ночей интенсивность фотосинтеза днем ниже, чем после теплых ночей.

В описанных выше опытах Вотчала, Костычева и других авторов обычно изучался один лист на растении. Между тем в природных условиях часть листьев находится на прямом солнечном свету, часть на рассеянном и, следовательно, в менее напряженных условиях, а часть в тени верхних листьев. Поэтому у целого растения в полевых условиях интенсивность фотосинтеза колеблется менее резко, чем у одного листа, находящегося на прямом солнечном свету. Эксперименты, проведенные в Киеве, показали, что интенсивность фотосинтеза у целого растения имеет более низкий уровень, чем у отдельных листьев, поставленных в оптимальные условия освещения (табл. 50). Более высокая интенсивность наблюдалась после грозового ливня в 17 *ч* 24 *мин*.

Л. С. Любарская и Б. Н. Макаров (1950) использовали камеры, в которых определение фотосинтеза производилось не в токе воздуха, а в определенном объеме (200 *дц*^{3}) воздуха. Экспозиция продолжалась около 20 *мин*.

Таким путем эти авторы наблюдали не только понижение интенсивности фотосинтеза, но и одновершинный характер кривой фо-

Таблица 50

Интенсивность фотосинтеза у целых растений сахарной свеклы (поле на Батыевой горе, 10/VIII)

Продолжительность опыта, *ч* и *мин.*	Интенсивность фотосинтеза, *мг* CO_2 в 1 *ч*		Поверхность листа, *дм*²	Температура воздуха, °C	Суммарная радиация, *кал/м*²	Прямая радиация, *кал/м*²	Рассеянная радиация, *кал/см*²
	на растение	на 100 *см*²					
12.09 — 12.22	221,5	8,00	27,7	29,1	0,89	0,65	0,24
12.20	282,4	8,93	41,6	—	—	—	—
13.27 — 13.38	200,0	6,32	41,6	32,7	0,40	0,01	0,39
17.24 — 17.36	349,0	11,00	41,6	30,4	0,87	0,49	0,38
17.38 — 18.48	114,8	3,63	41,6	31,0	0,11	0,04	0,07

тосинтеза с максимумом в 12 *ч* дня и отсутствие выделения углекислого газа даже при высокой температуре (33—37°C) и высокой интенсивности света (33 000—71 000 *лк*). Это свидетельствует о том, что, вероятно, только у части листьев наблюдается депрессия фотосинтеза, у остальных процессы ассимиляции продолжаются (табл. 51). К аналогичным выводам приходят некоторые зарубежные авторы (Thomas, Hill, 1959).

Таблица 51

Ход фотосинтеза и дыхания сахарной свеклы в вегетационном опыте 15/VIII (по Любарской и Макарову, 1950)

Время, *ч*	Температура в домике, °C	Освещенность, тыс. *лк*	Продуктивный фотосинтез, *мг* CO_2 в 1 *ч* на 100 *см*²	Дыхание, *мг* CO_2 в 1 *ч* на 100 *см*²
6	15	13	1,8	1,0
9	19	22	3,0	1,5
12	30	83	3,9	3,8
15	28	63	2,4	4,0
18	26	10	0,8	2,9

ПРИЧИНЫ ДЕПРЕССИИ ФОТОСИНТЕЗА

У взрослых листьев свеклы обычно накопление ассимилятов превышает отток, ткань постепенно перегружается ассимилятами. Эта перегрузка и является одной из причин депрессии фотосинтеза.

Исследование этого вопроса начал Буссенго, позднее подобные исследования проводили Сапожников, С. П. Костычев, Солдатенко, А. Л. Курсанов, И. М. Толмачев, Павловский и другие авторы. Наиболее подробно вопрос разобран в работах В. Н. Любименко и его сотрудников. Так, Ф. Ф. Мацков (1930), стремясь облегчить усвоение накопленных ассимилятов, изучал влияние периодического

искусственного освещения на работу ассимиляционного и энзиматического аппаратов у свеклы. Интенсивность газообмена оказалась несколько выше у растений, получавших периодический свет, и ниже у растений на непрерывном свету.

А. Курсанов и М. Казакова (1933) подкармливали свеклу сахарами. В черешок вводили 7%-ный раствор глюкозы, 7%-ный раствор фруктозы и 14%-ный раствор сахарозы. Некоторым растениям сахара вводили в корень. Количество введенных сахаров за весь период (2 месяца) колебалось от 5 до 25 *г* через черешок и до 2,5 *г* в корень. Определение ассимиляции показало, что при обогащении растений фруктозой или глюкозой ассимиляция в них понижалась в среднем до 37%. Даже введение небольшого количества моносахаров (2,4 *г*) непосредственно в корень резко снижает фотосинтез. Обогащение сахарозой, наоборот, не изменяет интенсивности фотосинтеза. Дыхание у всех опытных растений было нормальным. Позже Курсанов, Благовещенский и М. Казакова (1933) исследовали растения с различной проводящей системой. Оказалось, что чем лучше обеспечен лист проводящей системой, т. е. чем меньше отношение площади листа к площади черешка, тем выше ассимиляция. Однако явление оттока значительно сложнее и зависит не от одной обеспеченности листа проводящими путями. А. Л. Курсанов (Kursanow, 1933) показал, что у голодных растений депрессия фотосинтеза в полуденные часы значительно сглаживается, а у переполненных ассимилятами—углубляется. Тем не менее дневную депрессию фотосинтеза едва ли можно во всех случаях объяснить этими явлениями.

Позднейшие работы (Тощевикова, Чрелашвили и др.) показали, что задержка оттока и обусловленное ею увеличение содержания углеводов в листьях не всегда вызывают угнетение фотосинтеза (цит. по Бриллиант, 1949). А. А. Рихтер, К. П. Сухоруков и Л. А. Остапенко (1945) искусственно, путем кольцевания, задерживали ассимиляты в листе и убедились, что способность к ассимиляции при этом изменялась мало — она несколько увеличивалась по сравнению с некольцованными листьями. Отток ассимилятов при длительном затемнении явно содействовал снижению ассимиляции. В чем причина депрессии — в длительности затемнения или в оттоке веществ, необходимых для фотосинтетической деятельности пластид, — осталось неясным.

В. В. Колкунов (1926) подходит к толкованию явлений депрессии фотосинтеза у разных растений с точки зрения своей теории биологических различий, реализующихся в крупноклетности и мелкоклетности строения листьев. Уменьшение величины клеток сопровождается увеличением общей поверхности плазматического слоя, в том числе и хлорофиллоносного аппарата, на поверхности которого происходит усвоение углекислого газа, и улучшением вентиляционной и проводящей систем. У мелкоклетных растений, при возрастающих температуре и инсоляции, депрессия фотосинтеза наступает позже, чем у крупноклетных, у которых с утра интенсив-

ность ассимиляции бывает высокой, но затем быстро снижается. При этом вследствие недостатка воды закрываются устьица.

Представление о значении крупно- и мелкоклетности листьев в проявлении депрессии фотосинтеза поддерживает М. М. Ильин (цит. по Костычеву, 1934). Он теоретически доказал и экспериментально подтвердил, что уменьшение размеров клетки связано с увеличением устойчивости плазмы к обезвоживанию (засухе и морозу). Экспериментальное подтверждение взглядов В. В. Колкунова было получено на крупноклетной и мелкоклетной пшеницах (Кекух, 1929). Отдавая должное роли величины клеток как биологическому фактору, отражающему в известной степени свойства биотипа, следует иметь в виду и другие особенности реакции живой плазмы и особенности организации растения в целом.

Вопрос о причине глубокой депрессии, сопровождающейся выделением листьями углекислоты днем на свету, до настоящего времени остается дискуссионным.

Е. Ф. Вотчал (1938) предполагал, что причиной депрессии является усиленное дыхание, обусловленное перегревом листьев.

Изучение дыхания листьев разных растений сахарной свеклы, помещенных в темные камеры, показало, что ход его в дневные часы бывает весьма неравномерным. В отдельные моменты дыхание настолько интенсивно, что может перекрывать ассимиляцию, причем оказалось, что вспышки выделения углекислого газа не связаны с повышением температуры (табл. 52).

Таблица 52

Дыхание двух экземпляров сахарной свеклы (по Кекуху, 1940)

Время, *ч* и *мин*	Выделение CO_2, *мг* на 1 *дм*^{2} в 1 *ч*		Температура, °С			
			за листьями в камерах		за свободными листьями	на открытом месте
	№ 59	№ 60	№ 59	№ 60		
10.55	—	—	27,9	27,9	29,0	27,8
10.26	2,28	6,01	30,0	29,1	30,3	28,5
	30,00	—	30,5	29,6	30,5	29,0
11.37 — 12.16	4,10	1,63	30,0	29,4	29,0	27,8
12.18 — 12.56	18,70	16,06	30,5	29,5	30,0	29,0
			31,4	30,5	30,0	29,1
12.58 — 13.41	0,87	1,42	31,0	30,5	29,0	29,0
			31,0	30,5	29,5	29,7
13.43 — 14.19	9,96	12,85	31,4	30,6	28,3	28,8
			31,0	30,5	28,5	28,3
12.25 — 15.06	3,45	5,08	31,0	30,5	28,8	29,0

Выделение больших количеств углекислоты днем привлекло внимание многих исследователей. В 1927 г. С. П. Костычев с сотрудниками наблюдал подобное явление в жарком климате: в Сухуми, в неорошаемых районах Средней Азии, в то время как на се-

вере депрессии ассимиляции не было. Костычев полагал, что выделение углекислого газа днем — это не усиленное дыхание, а выделение адсорбированной углекислоты. Экспериментальная проверка не подтвердила этого, и авторы склонились к мнению Е. Ф. Вотчала. В. Чесноков, О. Гречихина и Е. Ермолаев (1932) параллельно изучали ассимиляцию и дыхание кукурузы и других растений; оказалось, что дыхание листьев на протяжении дня подвержено существенным колебаниям от 1 до 20 *мг* углекислоты на 1 *дм*², т. е. достигает иногда той же интенсивности, что и фотосинтез.

Аналогичные результаты получили А. Курсанов и В. Угрюмов (1934). Они предположили, что прерывистое дыхание не может служить исчерпывающим объяснением депрессии фотосинтеза, поскольку на свету выделяется больше углекислоты, чем в процессе дыхания в темноте. Прерывистое дыхание может быть только одной из причин депрессии фотосинтеза.

Представляет интерес и то обстоятельство, что листья сахарной свеклы в темноте и на свету содержат до 2% углекислоты, которая находится в химически рыхлом состоянии (Shafer, 1938). Если принять во внимание резкое изменение растворимости адсорбции углекислоты при изменении температуры листьев на свету в знойную погоду, то можно ожидать внезапных выделений углекислоты. Б. А. Рубин и Н. П. Панасенко (1956) наблюдали увеличение содержания углекислоты в межклетниках свеклы до 7%. Стольфелт (цит. по Бриллиант, 1949) установил, что свет вызывает периодические изменения в вязкости протоплазмы. Эти изменения могут быть причиной колебаний интенсивности ассимиляции, поскольку изменения вязкости плазмы обусловливают изменения проникновения углекислого газа.

Известны случаи, когда на свекольном поле углекислота выделялась днем в большом количестве. Это происходило в Казахстане, где свеклу выращивали на почве, содержащей много извести. Поступающая из почвы углекислота частично утилизировалась в процессе фотосинтеза, а избыточная часть ее выделялась через листья.

Опыты с использованием изотопов C^{14} и O^{18} дали разноречивые результаты. Часть из них свидетельствует о том, что свет не оказывает существенного влияния на дыхание, другие говорят в пользу того, что выделение углекислоты зелеными клетками на свету если и не прекращается, то резко уменьшается.

О. В. Заленский (1957) пришел к выводу, что выделение углекислоты на свету может происходить только в крайних для жизни листа условиях. В обычных условиях процесс идет либо по фотосинтетическому циклу на свету, и углекислота во внешнюю среду не выделяется, либо по дыхательному — в темноте. Е. Рабинович (1953) считает этот вопрос нерешенным.

Мы в своих исследованиях (Оканенко, Гродзинский, Батюк, 1960) одновременно учитывали интенсивность дыхания и фотосинтеза у листьев свеклы. Оказалось, что листья сахарной свеклы как

в первый, так и во второй день после усвоения меченой углекислоты на свету выделяли радиоактивную углекислоту (рис. 39 и табл. 53). При некотором перегреве листьев в камере, когда данные газометрического учета показывали, что происходит только дыхание, радиометрические измерения дали более высокие значения интенсивности этого процесса. Последнее объясняется тем, что даже при перегреве листьев одновременно с дыханием происходило фотосинтетическое поглощение углекислоты (табл. 53).

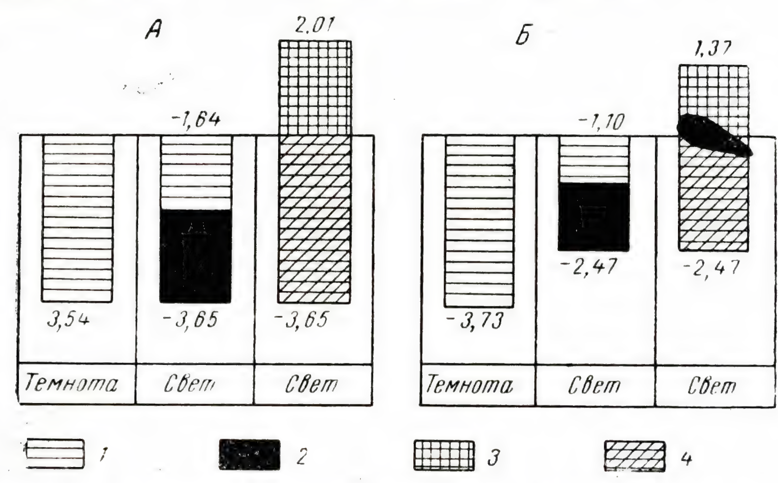


Рис. 39. Соотношение дыхания и фотосинтеза у сахарной свеклы при перегреве листьев. *А* — растение № 5; *Б* — растение № 13 (по Оканенко, Гродзинскому и Батюку, 1960):

1 — интенсивность дыхания по данным газометрического анализа; *2* — интенсивность дыхания по данным радиометрического анализа; *3* — интенсивность истинного фотосинтеза; *4* — интенсивность дыхания на свету

Эти результаты хорошо согласуются с данными Моиза (1961), который считает, что освещение совершенно не подавляет реакций трикарбонового цикла, так как в самих хлоропластах активность ферментов трикарбонового цикла не обнаружена. Реакции трикарбонового цикла осуществляются вне хлоропластов в митохондриях листьев; там же находятся и катализаторы окислительного фосфорилирования. По-видимому, и ферменты, необходимые для заключительных этапов клеточного дыхания, также локализуются в митохондриях.

Габриельсен (Gabrielsen, 1948), исследуя фотосинтез при концентрациях углекислого газа от 0,002% по объему и выше, наблюдал, что при низких концентрациях углекислоты она выделяется на свету с интенсивностью, равной 1,4 *мг* в час на 1 $дм^2$. Такая же интенсивность дыхания (1,45 *мг*) была у листьев, помещенных в темные камеры. Отсюда Габриельсен заключает, что дыхание происходит одинаково на свету и в темноте, при этом он добавляет, что сделанный им вывод находится в противоречии с теорией Варбур-

Таблица 53

Интенсивность дыхания у листьев свеклы на свету во время фотосинтеза (в *мг* CO_2 в 1 *ч* на 1 *дм*^{2} листовой поверхности)

Условия опытов	Интенсивность наблюдаемого фотосинтеза и дыхания	Интенсивность дыхания на свету	Интенсивность полного фотосинтеза
Через 2 *ч* после ассимиляции меченой углекислоты			
Начальный темновой (25—27°С)	—4,0	—	—
Световой (25—30°С)	+7,83	—0,81	+8,64
Конечный темновой (20—22°С)	—3,1	—	—
Через сутки после ассимиляции меченой углекислоты			
Начальный темновой (24—28°С)	—2,9	—	—
Световой (22—25°С)	+8,0	—1,61	+9,61
Листья в нормальных условиях, не подвядают			
Начальный темновой (около 40°С)	—2,83	—	—
Последующий световой (40—35°С)	+3,43	—3,24	+6,67
Конечный темновой (35—30°С)	—5,40	—	—
Листья, начавшие подвядать вследствие нагрева в камере			
Темновой опыт (36—37°С)	—3,54	—	—
Световой (39—41°С)	—1,64	—3,65	+2,01

га, Миллера и других авторов, доказывающих что промежуточные продукты дыхания реутилизируются в фотосинтезе, прежде чем освобождается углекислота.

Все сказанное позволяет считать, что выделение углекислоты на свету в жаркие часы дня происходит вследствие резкой депрессии фотосинтеза. При перегреве листьев и резком изменении их температуры в некоторые моменты из межклетников освобождается рыхло связанная углекислота. На карбонатных почвах частично освобождается углекислота, поступившая в растение из почвы. Этот процесс усиливается при повышении температуры и вызывает более интенсивное, чем при дыхании, выделение углекислоты.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОЧВЕННОЙ УГЛЕКИСЛОТЫ В ФОТОСИНТЕЗЕ И ПРЕВРАЩЕНИИ ВЕЩЕСТВ

В. Ф. Купревич еще в 1940 г. наблюдал образование крахмала в листьях, помещенных в атмосферу, лишенную углекислоты, и опущенных черешками в воду, содержащую углекислоту. Аналогичные опыты провели Гартель и Оверкотт. Соответствующие подсчеты показали, что через корни могло быть усвоено от 5 до 50% угле-

кислоты от величины обычного фотосинтеза (цит. по Бриллиант, 1949). Эти работы были расширены и поставлены с применением радиоактивного изотопа C^{14} А. Л. Курсановым с группой сотрудников (Курсанов, Кузин, Мамуль, 1951; Курсанов, Крюкова, Вартапетян, 1952; Курсанов, Крюкова, Пушкарева, 1953; Курсанов, Крюкова, Выскребенцева, 1953).

Опыты показали, что 10—20-дневные растения фасоли могут поглощать через корни углекислоту (или карбонаты) и проводить ее к ассимилирующим органам. Поступление углекислоты в корни и передвижение ее по тканям растения непосредственно не связаны с засасыванием воды растениями, а являются самостоятельным процессом. Уже через 5—10 *мин* после контакта с карбонатом или свободной углекислотой последняя обнаруживается в верхней паре листьев. На свету, если стебель содержит хлорофилл, он частично перехватывает передвигающуюся углекислоту. При затемнении стебля C^{14} в первую очередь появляется в верхних листьях. Таким образом, хлорофилл в стеблях играет важную роль — он сокращает «транспортные расходы». В то же время образующийся при этом кислород необходим для интенсивного дыхания, свойственного проводящим элементам. Освещение листьев усиливает накопление углекислого газа, поглощаемого из раствора.

Вскоре было показано, что углекислота, поступающая в корни из наружной среды, очень быстро и без участия света (темновая фиксация) входит в состав органических соединений, передвигающихся к листьям. При избыточном поступлении $C^{14}O_2$, органические соединения, в составе которых происходит передвижение меченого углерода, не накапливаются в листьях, а расщепляются с освобождением углекислоты, выделяющейся наружу.

Углекислота, поступающая через корни в темноте, утилизируется не целиком, а частично выделяется через листья. Процесс освобождения углекислоты носит ферментативный характер. Такое явление возможно и на свету, но в меньшей степени. На 100 *см*^{2} в час может таким способом быть подано от 2 до 5 *мг* CO_2. Предполагают, что в естественных условиях подача углекислоты через корни может подавлять, а иногда даже превосходить ее восприятие из воздуха; это и есть случаи депрессии фотосинтеза и усиленного выделения углекислого газа (фонтаны CO_2) на известковых почвах, до сих пор не находившие удовлетворительного объяснения.

Уже в первые минуты углекислота, полученная корнями, вступает в состав карбонильной группы яблочной кислоты. Затем в результате превращения кислот меченый углерод появляется и в карбоксильных группах кетоглутаровой (или гликолевой) и лимонной кислот (преобладает по-прежнему яблочная кислота). Поступление C^{14} в состав белков наблюдается позже. В листьях, при их затемнении, меченый углерод впервые появляется в составе кетоглутаровой или гликолевой кислоты. Образование яблочной кислоты идет через пировиноградную, которая, карбоксилируясь, превращается в щавелевоуксусную, а последняя восстанавливается.

Вхождение углекислоты в состав органических кислот в корнях рассматривается как промежуточное акцептирование, при котором углекислота может равномерно поступать из почвы и передвигаться в листья. Часть ее остается в стеблях, внутри которых имеется хлорофилл. Ассимиляция углекислоты совершается в зеленых тканях автотрофно.

Оказалось, что почвенная углекислота играет значительную роль в белковом метаболизме. Карбоксилирование продуктов окисления сахаров в корнях приводит к образованию кетокислот — щавелевоуксусной и кетоглутаровой, которые, воспринимая аммиак из аммиачных удобрений или возникший другим путем и превращаясь в аспарагиновую и глютаминовую кислоты, поступают в листья. Образование в корнях кетокислот, в состав которых вступает углекислота, зависит от достаточной обеспеченности корней фосфорной кислотой. При подкормке фосфором образование кетокислот усиливается. А. Е. Максимович и И. Ф. Бузанов обнаружили, что относительная роль почвенной углекислоты в фотосинтезе свеклы невелика: около 5% от количества углекислоты, усвояемой в процессе фотосинтеза. Примерно такие же величины приводят В. А. Чесноков и А. М. Степанова (1955), О. В. Заленский, О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский (1955).

В опытах с почвой приходится иметь в виду, что углекислый газ не является совершенно индифферентным газом. Поступление его в почву приводит к повышенной растворимости труднорастворимых питательных веществ. В выщелоченных почвах углекислый газ содействует растворению и выщелачиванию малоподвижных катионов Ca и Mg. При поливе водой, содержащей повышенное количество углекислоты, резко возрастает растворимость почвенных фосфора и калия, примерно с 6—8 до 17—20 *мг* на 100 *г* почвы (Новиков, 1947).

Эти моменты следует учитывать при оценке эффективности подкормки или удобрения углекислотой.

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У ЛИСТЬЕВ И РАСТЕНИЙ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

В каждом листе сахарной свеклы по мере его роста увеличивается содержание хлорофилла, изменяется состояние хлоропластов, изменяется обмен веществ в целом и, в частности, интенсивность дыхания и синтез белка, изменяются водоудерживающая способность и водный режим, проницаемость плазмы и т. п. Каждый из этих процессов сам по себе влияет на интенсивность фотосинтеза, поэтому величину последнего приходится рассматривать как результат влияния очень сложного комплекса внутренних факторов.

У сахарной свеклы, как и у других растений, фотосинтетическая способность увеличивается с начала роста листа параллельно уве-

Таблица 54

Фотосинтез у листьев одного растения сахарной свеклы разного возраста

Продолжительность опыта, *ч* и *мин*	Содержание CO_2 в воздухе, %	Температура воздуха, °C	Инсоляция, *мал. кал*	Ассимиляция CO_2, *мг* за 1 *ч* на 1 *дм*²		
				молодой лист	средний лист	старый лист
13.21 — 13.59	0,0323	13,7	0,456	8,8	4,8	4,2
14.22 — 14.57	0,0314	15,2	0,538	12,6	8,3	4,9
15.21 — 15.42	0,0318	13,0	0,257	11,4	7,1	6,0
Всего. . . .	—	—	—	32,8	20,2	15,1

личению содержания хлорофилла до максимума, соответствующего окончанию его роста, а затем несколько снижается (табл. 54).

Интенсивность ассимиляции в сентябре выше у молодых листьев, ниже у средних и еще ниже у старых. Наибольшее количество сахаров накапливается в еще растущих листьях (длиной до 10—12 *см*) с тонкогранулярной структурой хлоропластов.

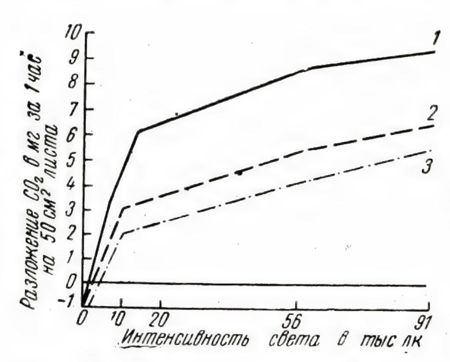


Рис. 40. Фотосинтетическая активность листьев разных ярусов при различной интенсивности света (по Rouboux, 1941):
1 — 9-й лист яруса A, 22/VI, 28° C; *2* — 15—20-й листья яруса B, 16—18/VIII, 22° C; *3* — 26—36-й листья яруса C, 28—30/IX, 22° C

В Тирлемонской лаборатории (Бельгия) изучение фотосинтеза производилось на отрезанных листьях в токе воздуха с нормальным содержанием углекислого газа. Оно показало, что молодые листья свеклы ассимилируют углекислый газ более интенсивно при слабой интенсивности света (18 000 *лк*), а при более сильном освещении уступают взрослым листьям (Rouboux, 1941, 1947).

В этой лаборатории для изучения фотосинтеза розетку листьев свеклы первого года жизни разделяли на три категории листьев:

1-й ярус («букет A»), состоящий из первых 15—20 листьев с крупными пластинками и довольно короткими черешками;

2-й ярус («букет B»), состоящий из следующих 15—20 листьев с более высокими черешками;

3-й ярус («букет C») — последние два десятка листьев меньшего размера.

Оказалось, что фотосинтетическая активность особенно высока у листьев 1-го яруса, несколько ниже у 2-го яруса и еще ниже у 3-го яруса (рис. 40). Следует иметь в виду некоторую условность

этих величин, поскольку фотосинтетическая активность у разных ярусов определяется в разное время и точного воспроизведения условий опыта быть не может.

Анализ материала, полученного различными исследователями, позволяет наметить следующую общую схему. В естественных условиях интенсивность фотосинтеза увеличивается до момента окончания роста листа. Затем довольно длительное время она медленно снижается в связи с изменением состояния хлоропластов и, наконец, в период старения листа наступает резкое снижение фотосинтеза.

ФОТОСИНТЕЗ И ВЕЩЕСТВА, РЕГУЛИРУЮЩИЕ РОСТ

В связи с тем, что интенсивность фотосинтеза у молодых, еще не окончивших рост листьев часто бывает выше, чем у листьев, закончивших рост, возникает вопрос, как действуют на фотосинтез вещества, регулирующие рост. В опытах Н. Г. Холодного и А. Г. Гарбовского (1939) у листьев различных растений, обработанных слабым раствором гетероауксина, наблюдалось временное повышение интенсивности фотосинтеза на 100—200%. По словам авторов, этот факт представляет интерес, так как указывает на зависимость фотосинтеза от состояния протоплазмы ассимилирующих клеток, которое изменяется под воздействием гетероауксина. В Тирлемонской лаборатории также наблюдали повышение фотосинтеза под влиянием опрыскивания гетероауксином проростков свеклы с двумя, четырьмя и особенно шестью листочками. На других фазах роста этого не наблюдалось. В вегетационных опытах, поставленных на песке, после обработки семян различными концентрациями гетероауксина листья обычно росли более интенсивно. В связи с этим и вес корней был больше, но не в одинаковой степени (Маринчик, 1957). В полевых условиях на Верхнячской селекционной станции в 1940 г. и на Батыевой горе (среднеподзоленный суглинок) в 1945 г. при обработке семян слабыми концентрациями гетероауксина (0,001—0,004%) были получены положительные результаты. Однако в 1947 г. в опытах, проведенных на высоком агротехническом фоне на Верхнячской, Белоцерковской, Ивановской и Льговской станциях, увеличения веса корней не получено, увеличилась только сахаристость на 0,1—0,4%.

Создается впечатление, что при культуре на почве, богатой органическими остатками, предпосевная обработка семян гетероауксином малоэффективна. В то же время внесение гетероауксина в почву в дозах 0,05 *мг* на 1 *кг* почвы сопровождалось повышением эффективности минеральных удобрений и повышало урожай (Мацков, Поджарская, 1950; Данилова, 1950).

Противоречивые результаты получены и при обработке растений гиббереллином.

Первые опыты Х. Н. Починка и А. С. Оканенко (1959) были выполнены с очень слабой концентрацией гиббереллина (10 *мл* раствора на одно растение—0,1 *мг* гиббереллина). Кроме этого, испыты-

вали калиевую соль гетероауксина, никотиновую кислоту, витамины B_1 и B_6 в тех же концентрациях. Интенсивность фотосинтеза у опытных растений была несколько выше, чем до опрыскивания, а у контрольных — ниже. Если вычислить эффект от опрыскивания по отношению к первоначальному контролю (определение до опры-

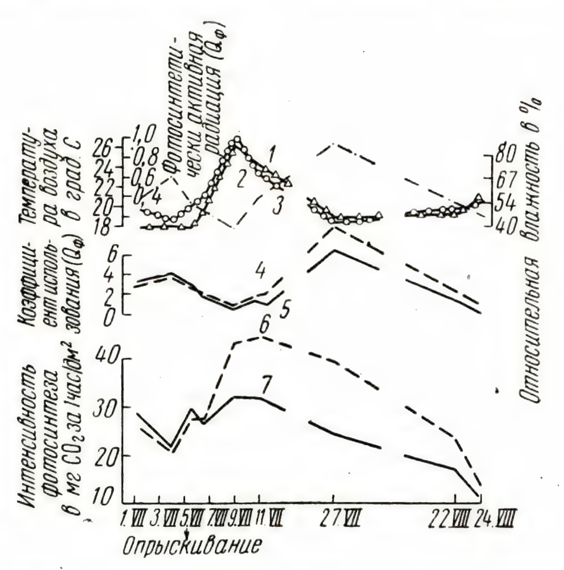


Рис. 41. Влияние гиббереллина на интенсивность фотосинтеза сахарной свеклы:

1 — температура воздуха; *2* — фотосинтетическая активная радиация; *3* — относительная влажность воздуха; *4* — коэффициент использования ($Q_ф$) для сахарной свеклы, обработанной гиббереллином; *5* — то же для контрольной свеклы; *6* — интенсивность фотосинтеза у свеклы, обработанной гиббереллином; *7* — то же для контрольной свеклы

скивания), то окажется, что самое большое повышение фотосинтеза (24%) было в варианте гиббереллин+гетероауксин.

Дыхание растений, обработанных одним гиббереллином, было на 30% выше, чем в контроле, а в остальных вариантах отличалось от контроля незначительно. Вес корней по вариантам различался незначительно, а сахаристость корней была на 0,8% выше в варианте гиббереллин+гетероауксин и на 1,2% — в варианте гетероауксин+витамин. При больших дозах (0,5—1 *мг* на растение) в одних случаях фотосинтез изменялся мало, в других, например в опытах 1960 г., интенсивность фотосинтеза у опытных растений была значительно выше, чем в контроле (рис. 41). Обработка витаминами B_1 и B_6 приносит пользу, поскольку оба витамина входят в состав ферментов карбоксилазы и анаэробных дегидраз. Во многих экспериментах при усиленных метаболических процессах обогащение растений витаминами B_1 и B_6 сопровождалось повышением урожая.

Следует отметить положительный результат, полученный при воздействии повышенной концентрации гиббереллина на увеличение сахаристости свеклы и разрастание мощного вегетативного стебля без образования семян в первый год культуры (Г. А. Евтушенко). При обработке семян свеклы раствором калиевой соли гетероауксина (20—30 *мг* на литр воды) Р. А. Андреева (1959) наблюдала увеличение в семенах содержания рострегулирующих веществ с 0,014 до 0,475 *мг/кг* сырого веса намоченных в воде семян. Интенсивность дыхания у проростков из таких семян несколько возрастала; у них увеличивалось содержание воды на 1—2% и золы на 0,5%. В то же время обработка семян гетероауксином приводила к заметному ускорению роста корневой системы, особенно с увеличением дозы удобрения. Это сопровождалось увеличением рабочей адсорбирующей поверхности корня на 25—40%. В выросших корнях свеклы наблюдалось повышенное содержание общего и белкового азота, а в листьях — общего азота и сахара. В листьях растений, полученных из обработанных гетероауксином семян, процессы фотосинтеза и дыхания шли интенсивнее (табл. 55).

Таблица 55

Интенсивность фотосинтеза и дыхания у растений сахарной свеклы из семян, обработанных гетероауксином

Даты	Фотосинтез, *мг* CO_2 на 1 *дм*^{2} за 3 *ч*			Дыхание, *мг* CO_2 на 1 *г* сырого вещества в 1 *ч*	
	1,0 NPK + гетероауксин	вода	1,5 NPK + гетероауксин	1,0 NPK + гетероауксин	вода
18/VI	11,45	9,16	11,54	0,33	0,14
8/VII	10,96	7,06	10,68	0,28	0,14
18/VII	7,63	3,72	6,10	0,28	0,13
28/VII	9,16	6,10	9,16	0,25	0,11
8/VIII	9,16	6,86	9,16	0,22	0,10

По данным, полученным за 3 года в 9 совхозах и колхозах Украины и центральной черноземной области, при площади посевов от 3 до 30 *га* прибавка урожая в результате предпосевной обработки семян гетероауксином составила в среднем около 40 *ц/га*, а повышение сахаристости достигло 0,4%. Эти данные, полученные в производственных условиях, позволяют рекомендовать предпосевную обработку семян гетероауксином для повышения урожая сахарной свеклы.

СОСТОЯНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ, СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

Один из способов выяснения зависимости фотосинтеза от количества хлорофилла заключается в параллельном изучении этих процессов с начала образования хлорофилла. Еще Бригс по выде-

лению кислорода установил, что непосредственно после зеленения листьев интенсивность фотосинтеза ничтожна, но увеличивается ежедневно без усиления зеленения (в атмосфере водорода и углекислого газа). Следовательно, фотосинтетическая способность отстает от образования хлорофилла, поэтому необходимы еще другие внутренние факторы. Фотосинтетическая активность этих факторов увеличивается с каждым днем независимо от увеличения содержания хлорофилла и наличия света. Точно так же и первое проявление поглощения углекислого газа не связано с количеством образовавшегося хлорофилла. Ограничивающими факторами являются другие элементы фотосинтетического аппарата, которые на свету создаются медленнее, чем хлорофилл. Это показывает, что искать зависимость между количеством хлорофилла и интенсивностью фотосинтеза можно только в том случае, если в системе накопятся вспомогательные элементы. Тогда интенсивность фотосинтеза может быть пропорциональной количеству света, поглощенного хлорофиллом. Таким образом, фотосинтез $\sim A \sim I\ (1-e^{-кC})$, где A — количество энергии света, поглощенного хлорофиллом, I — интенсивность падающего света, к — константа, e — основание натуральных логарифмов, С — концентрация хлорофилла.

Разрыв во времени между накоплением хлорофилла и повышением интенсивности фотосинтеза свидетельствует о том, что за это время должны возникнуть новые компоненты фотосинтетического аппарата или новые структуры. Во время зеленения увеличивается содержание каротиноидов. Так как содержание бета-каротина увеличивается параллельно с увеличением хлорофилла и повышением фотосинтеза, то предполагается, что он входит в состав фотосинтетического аппарата. Параллельно с увеличением содержания хлорофилла идет и внедрение аденина в рибонуклеиновую кислоту и увеличение содержания витамина К, который стимулирует фотосинтетическое фосфорилирование, являясь посредником в переносе водорода между ди- и трифосфопиридином и цитохромом. Вместе с позеленением образуются и ферменты глицеральдегидфосфатдегидразы, оксидазы гликолевой кислоты, хлорофиллазы. Мало исследован вопрос о появлении остальных ферментов: карбоксидисмутазы, фосфоглицерокиназы, фосфопентокиназы, фосфоглюкомутазы и фосфорилазы.

С зеленением появляются новообразования, в которых образуется хлорофилл. Пропластиды, находящиеся в меристематических клетках листьев, представляют мельчайшие органеллы, состоящие из стромы, окруженной двойной оболочкой. От внутренней оболочки отслаиваются вздутия, проникающие внутрь стромы в виде пузырьков. На свету эти пузырьки располагаются в несколько слоев и сливаются друг с другом, образуя диски. В определенных местах таких первичных слоев пластинчатые диски увеличиваются и сливаются в непрерывную ламеллярную систему, которая дифференцируется на участки, относящиеся к строме и гранулам. Гранулы вскоре расположатся в определенном порядке и образуют цилинд-

рические колонки. В темноте развитие идет несколько иначе: пузырьки собираются вместе в так называемые проламеллярные тела, обладающие правильной структурой, сходной с кристаллической решеткой. Пузырьки, выступающие из таких проламеллярных тел, образуют первичные слои, подобные тем, какие возникают в пластидах на свету. Автор этих исследований Веттштейн полагает, что хлорофилл не является необходимым для образования пузырьков, но наличие его необходимо для нормального расположения пластинок в хлоропластах — для агрегации ламеллярных дисков. Существование ламеллярных структур в хлоропласте, и, в частности, в гранулах, по мнению автора, составляет тайну фотосинтеза.

Предполагалось, что хлорофилл в гранулах образует мономолекулярные слои между двумя ламеллярными дисками. Плотная упаковка хлорофилла в таких пленках позволила Кальвину подойти к толкованию фотосинтеза как фотофизического процесса. По его гипотезе, молекулы хлорофилла в монослоях находятся в строго ориентированном положении; пленки выполняют роль полупроводников, поток электронов в них усиливается на свету, так как свет разделяет электроны и «дырки» (отрицательные и положительные заряды) и поднимает электроны до полосы проводимости, что приводит к разделению окислительных и восстановительных путей. Впоследствии были обнаружены и более простые образования, в которых мог осуществляться фотосинтез. Тем не менее можно считать установленным, что наличие хлорофилла оказывает существенное влияние на формирование ламеллярной структуры и дисковых агрегатов. Диски, ламеллы и пузырьки могут обеспечить пространственное распределение продуктов и их транспорт в те места, где они включаются в метаболизм. С. Граник (1961) пишет, что только с этерификацией молекулы хлорофилла организуются в пластидную структуру, вследствие чего световая энергия может передаваться от каротиноидов к хлорофиллу. Многие авторы (Любименко, 1933; Mercer, 1960; Граник, 1961) по-разному описывают строение хлоропласта, но все подтверждают мономолекулярное расположение хлорофилла на границах липоидной и белковой частей. Е. Рабинович и его сотрудники исследовали состоящие из мономолекулярных слоев пленки хлорофилла на воде. Спектральные свойства их оказались сходными со спектральными свойствами живых листьев. По некоторым данным, пограничные с хлорофиллом белковые молекулы имеют вид сферических глобул. На таких глобулах может расположиться около 200 молекул хлорофилла, т. е. то количество, которое примерно составляет фотосинтетическую единицу.

А. А. Красновский обнаружил и изучил разные типы мономерных и агрегированных форм хлорофилла в растениях (в том числе и у свеклы). Опыты его свидетельствуют о различной фотохимической активности этих форм и вероятности их участия в разных стадиях фотохимического процесса переноса электрона (водорода) при фотосинтезе.

Универсальным фотосинтетическим пигментом является хлорофилл а, который присутствует в нескольких формах; дополнительным пигментом являются хлорофилл b и c и каротиноиды. В последнее время установлена еще одна форма пигмента П-700, по-видимому, являющаяся также формой а.

Согласно данным Филутовича (цит. по Drachovská, Sandera, 1959), в листьях свеклы содержится: хлорофилла а — 0,63% на сухое вещество листьев, хлорофилла *b* — 0,24%, ксантофилла — 0,29%, каротина — 0,05%. При этом хлорофилл у свеклы оказался самым фотохимически активным из числа исследованных растений.

Выше уже сообщалось, что большая работоспособность хлоропластов наблюдается на ранних стадиях онтогенеза, когда они имеют тонкодисперсную структуру. Однако хлоропласт не остается одинаковым по величине, а изменяется, в связи с чем изменяется его работоспособность не только в зависимости от состояния хлоропласта, но и от его размеров. Если изобразить рост хлоропласта в онтогенезе в виде кривой, то получится одновершинная кривая. «Плечи» этой кривой (левое, изображающее рост хлоропласта, а правое — этап старения) могут быть различными по своей протяженности.

А. А.Табенцкий (1952) установил, что, изменяя условия питания растения и хлоропласта, можно значительно удлинить период высокой работоспособности хлоропласта и его долговечность. Вследствие усиленного питания азотом и фосфором повышается жизнедеятельность протопласта, а в связи с этим рост и размер пластидоносных клеток, возникают новые очаги пластидообразования, что приводит к увеличению числа и размера хлоропластов в клетке. Так, на неудобренной почве в клетке листа сахарной свеклы содержится в среднем 131 зерно хлорофилла, на полном удобрении — 261, на полном удобрении+азот — 300, на полном удобрении+азот и фосфор — 361. При этом также задерживается старение хлорофилловых зерен.

Эти данные позволяют заключить, что азот и фосфор содействуют увеличению фотоактивной (ассимиляционной) поверхности и поддерживают жизнедеятельность и работоспособность хлорофиллового зерна. Далее было замечено, что в хлоропластах растений, выросших на почве, бедной азотом, содержится много крахмала; при внесении азото-аммиачной соли количество крахмала уменьшается. У растений, выросших на той же почве, но удобренной фосфором и калием, крахмала в пластидах не было. Таким образом, фосфорное и калийное питание способствует оттоку сахара из хлорофилльного зерна и, следовательно, повышению работоспособности пластид.

Чтобы понять роль этих явлений в фотосинтезе, следует иметь в виду, что интенсивность фотосинтеза зависит не только от числа хлоропластов, их состояния и суммы фотоактивной поверхности, но и от состояния белковой стромы. Содержание хлорофилла в клетках определяется числом хлоропластов, их размерами и состояни-

ем, а в листе еще и размерами клетки. Это признак сложный, комплексный, поэтому и связь его с фотосинтезом и с другими признаками не может быть простой.

По наблюдениям ряда исследователей, только в молодых листьях накопление хлорофилла и возрастание интенсивности фотосинтеза идут параллельно. Позже эта картина существенно нарушается.

Количество хлорофилла, увеличиваясь с возрастом растений, довольно быстро достигает определенного уровня, характерного для взрослого растения. Этот уровень определяется теми условиями освещения, в каких находится растение, рядом других внешних условий, а также наследственными особенностями растения. Один и тот же вид сахарной свеклы при одинаковых условиях может иметь расы с различным количеством хлорофилла. Представляет интерес изучить, как отражается количество этого вещества на самом процессе фотосинтеза и других физиологических процессах в разнообразных условиях внешней среды.

В. Н. Любименко (1910) пришел к заключению, что у молодых листьев, в которых еще идет накопление хлорофилла, интенсивность фотосинтеза возрастает с увеличением количества хлорофилла до некоторого оптимума; дальнейшее накопление уже не сопровождается усилением фотосинтеза. При слабой напряженности света ассимиляция у растений, богатых хлорофиллом, начинается раньше, и интенсивность ее бывает выше, чем у растений, бедных хлорофиллом.

Интенсивность фотосинтеза у разных видов растений не стоит в прямой связи с содержанием хлорофилла; у рас одного вида при некоторых сочетаниях условий среды возможны параллели между содержанием хлорофилла и интенсивностью фотосинтеза. Количество хлорофилла изменяется в связи с приспособлением растения к условиям освещения.

Вильштеттер, а затем Палладин, Костычев и Шпеер (цит. по Любименко, 1933, и Костычеву, 1934) считают, что прямой зависимости между интенсивностью ассимиляции и количеством хлорофилла нет. Листья, бедные хлорофиллом, в фотосинтетической работе более чувствительны к повышению интенсивности света, а богатые хлорофиллом—к повышению температуры. Основная роль в процессе фотосинтеза принадлежит факторам энзиматической природы. Отсылая за подробностями к специальной литературе (Любименко, 1921), ограничимся лишь указанием на то, что большинство работ проведено на кусочках листьев в атмосфере с повышенным содержанием углекислоты. Между тем повышенное количество хлорофилла является не только прямым, но и косвенным фактором ассимиляции. Косвенная роль обнаруживается вследствие изменения интенсивности ряда физиологических процессов при увеличении содержания хлорофилла (увеличение интенсивности транспирации, уменьшение содержания воды в тканях и др.). Поэтому, чтобы получить правильный ответ на вопрос о зависимости между интен-

сивностью ассимиляции и количеством хлорофилла, надо вести исследования на живых растениях в естественных условиях. На рис. 42 изображен ход кривых ассимиляции у растений с различной окраской, т. е. с различным содержанием хлорофилла (Оканенко, Толмачев, Кекух, 1928). В начале опыта темный лист усваивает углекислоту интенсивнее, чем светлый. С повышением температуры и освещенности интенсивность ассимиляции углекислоты у темного листа падает на 18%, а у светлого поднимается на 17%. В третьем сроке опыта с понижением освещенности и температуры наблюдается обратная картина.

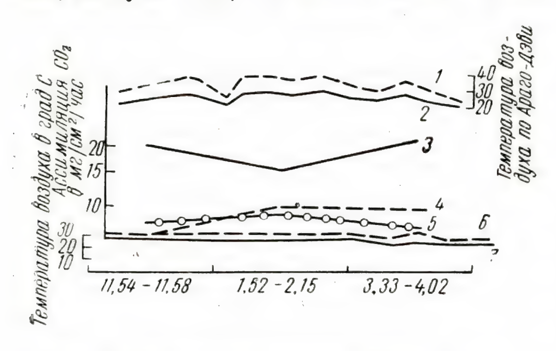


Рис. 42. Ассимиляция углекислоты у светло-зеленых и темно-зеленых растений в жаркий день (по Оканенко, Толмачеву и Кекуху, 1928):

1 — показания черного термометра; **2** — показания блестящего термометра; **3** — ход ассимиляции в темно-зеленом листе; **4** — ход ассимиляции в красном листе; **5** — ход ассимиляции в светло-зеленом листе; **6** — температура в камере за листом; **7** — температура за свободным листом

Аналогичные данные получены для одних и тех же растений, но в разные — в облачный и солнечный — дни (табл. 56).

В теплый солнечный день по сравнению с облачным наблюдается относительное повышение интенсивности ассимиляции у светло-зеленых растений. Эта картина более или менее типична, однако она часто нарушается; ассимиляция идет с перебоями. У различных рас это явление протекает с различной интенсивностью. К вечеру обычно наблюдаются обратные соотношения: интенсивность ассимиляции у темно-зеленых листьев повышается, а у светлых падает. В ряде других опытов (Оканенко, Толмачев и Кекух, 1928) обнаружена аналогичная картина. Подобные результаты получены О. А. Щегловой (1940), изучавшей ассимиляционную способность разных участков листа пестролистной гречихи эвдиометрическим методом.

Разнообразие в окраске листьев подвергалось систематическому изучению. Для быстрых определений окраски листьев Е. Ф. Вотчалом разработаны, а художником Клюквиным изготовлены несколько типов шкал. Интенсивность окраски довольно удовлетворительно увязывается с количеством хлорофилла, определенным спектрофотометрически (табл. 57).

Наблюдения над окраской листьев сахарной свеклы показали, что в первый период роста, примерно до 15/VI, она почти одинакова у листьев всех ярусов; после 1/VII нижние листья начинают светлеть, средние оказываются наиболее интенсивно окрашенными, а верхние — или такими же, или более светлыми. Чем ближе к осени, тем больше разнообразие в окраске листьев, а позднее и в частях

Таблица 56

Ассимиляция CO_2 у листьев сахарной свеклы с различным количеством хлорофилла при разной погоде

Даты и часы опыта	Цвет листа по шкале Вотчала	Разложено CO_2 на 100 *см²/ч*	Инсоляция по Араго-Деви		Показания психрометра Асмана		Погода
			температура по черному термометру, °C	температура по блестящему термометру, °C	температура по сухому термометру, °C	температура по влажному термометру, °C	
25/VII							
10 *ч* 56 *мин*—	$12^{1}/_{2}$	18,13	30,0	25,2	18,8	16,5	Небо покрыто облаками
11 *ч* 22 *мин*		—	30,0	25,2	—	—	
		—	29,7	24,9	—	—	
	11	13,18	28,0	23,8	19,0	16,5	
	$7^{1}/_{2}$	11,26	29,5	23,8	18,7	16,2	
13 *ч* 24 *мин*—	$12^{1}/_{2}$	12,60	46,0	35,0	24,8	21,0	Вначале потемнение, а затем небольшой дождь
13 *ч* 45 *мин*		—	34,7	29,3	20,4	16,2	
	11	11,65	29,0	24,5	10,0	16,6	
	$7^{1}/_{2}$	9,58	24,6	22,5	—	—	
29/VII	$12^{1}/_{2}$	18,37	50,1	40,4	26,6	19,2	Солнце
13 *ч* 45 *мин* —	11	19,50	49,8	40,1	25,4	19,3	
14 *ч* 02 *мин*	$7^{1}/_{2}$	19,80	49,8	39,9	26,6	21,2	

одного и того же листа. Даже утром и днем в жаркую погоду окраска листьев неодинакова. Темно-зеленые растения к полудню теряют свой блеск, становятся матовыми и несколько более светлыми (примерно на 0,5 ступени). Светло-зеленые растения меньше изменяют окраску в жаркие дни, а при подвядании становятся более темными. Чем позже появился лист, тем продолжительнее держится наиболее интенсивная окраска. Каждый лист проходит стадию максимума интенсивности окраски в известный период, а так как листья развиваются последовательно, то в каждый данный момент имеется наиболее интенсивно окрашенный лист. В течение вегетации наблюдается один главный максимум, в период от 1 до 20/VII, и несколько волн в зависимости от метеорологических условий года.

Таблица 57

Интенсивность окраски листьев сахарной свеклы в баллах шкалы 5 и количество хлорофилла (по Оканенко, 1928)

Интенсивность окраски по шкале 5	Количество хлорофилла, % к стандарту*
12	74
11	60
10	57
9	50
8	41
7	32
6	28
5	23

* Стандарт — 0,00002 *г* этилхлорофиллида а в 1 *см*³ спирта.

Расы и растения с различной окраской листьев ведут себя поразному на разных почвах; на одних почвах наблюдается резкая разница в окраске этих рас, на других — значительно меньшая (Оканенко, 1928). С увеличением концентрации питательных веществ интенсивность окраски усиливается. Уменьшение влажности почвы содействует увеличению интенсивности окраски.

Различия в удобрениях отражаются на содержании хлорофилла по-разному (Белоусов, 1936). Калийные удобрения в больших дозах снижают количество хлорофилла. При повышенном содержании кальция и магния содержание хлорофилла увеличивается. На нормальной питательной смеси особенно много хлорофилла наблюдается при добавлении магния, а в других случаях — при добавлении кальция. Темно-зеленая окраска наблюдается при избытке магния и недостатке калия и фосфора.

Физиологическое изучение рас с различной окраской листьев показало определенные различия.

Транспирация у темно-зеленых растений протекает интенсивнее (рис. 43[1]). В связи с этим и суточный ход кривых транспирации у светло- и темно-зеленых растений также различен. Содержание воды у темно-зеленых растений меньше, а дефицит воды (уменьшение воды к полудню) больше (Оканенко, 1938).

[1] На рис. 43 дано изменение транспирации у мангольдов, так как разнообразие окраски у мангольдов гораздо больше, чем у сахарной свеклы. По шкале Вотчала эти различия колеблются в пределах от 0 до 10, а по хлорофиллу составляют 300%.

Светло-зеленые растения содержат больше воды во все часы дня, особенно во второй половине вегетационного периода, когда общее содержание воды понижается. Можно сказать, что в целом водный баланс у светло-зеленых растений лучше. Темно-зеленые растения свеклы содержат в листьях больше азота, чем светло-зеленые.

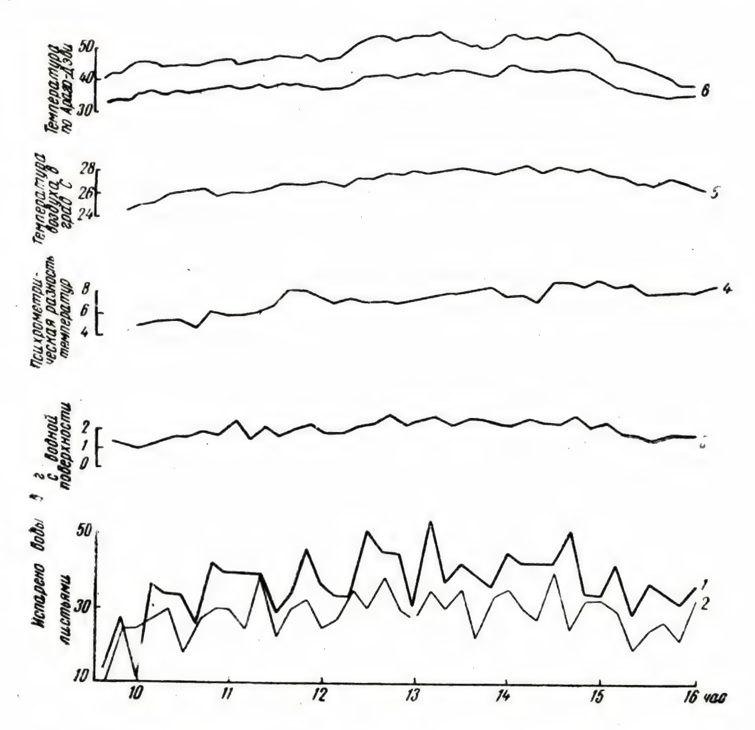


Рис. 43. Дневной ход транспирации у темно-зеленого и светло-зеленого Мангольдов:

1 — темно-зеленый; *2* — светло-зеленый Мангольд; *3* — испарение с водной поверхности; *4* — психрометрическая разность; *5* — температура воздуха; *6* — показания черного и белого термометров актинометра Араго—Деви

Количество хлорофилла в растениях обусловливает использование ими отдельных частей спектра: при небольшом его количестве используются преимущественно красные лучи, при большом значительно возрастает использование синих и фиолетовых лучей.

Поглощение лучистой энергии у различно окрашенных растений также неодинаково: у темных больше, у светлых меньше. Значительных различий в температуре тургосцентных светлых и темных листьев не наблюдается (по измерениям А. Е. Вотчала), поэтому можно считать, что в те часы, когда нет патологических явлений, связанных с недостатком воды, вся избыточная энергия у темных листьев идет на более энергичное испарение и фотосинтез.

При недостатке воды избыточное поглощение энергии может содействовать усилению дыхания. Все это создает различные условия для работы ассимиляционного аппарата и косвенно влияет на фотосинтез. В действительности вопрос о значении количества хлорофилла значительно сложнее. Если бы даже молекулы хлорофилла в хлоропласте распределены были равномерно, то все же снабжение их световыми квантами и углекислотой происходило бы неодинаково в разных местах на разной глубине листа. В наружных слоях клетки на поверхностях, обращенных к свету, поглощается больше углекислоты и световой энергии, чем в более глубоких слоях, вследствие большой оптической плотности хлоропластов и поглощения ими значительной части активных лучей. Таким образом, фотосинтез в разных местах листа идет неравномерно, и получаемые нами величины являются средними. Светлые листья, отличающиеся более благополучным водным балансом, в условиях засухи оказываются более жизнеспособными. В обычных условиях, когда испарение не определяет урожая, соотношения могут быть различными.

Нельзя заранее решить, как скажутся на урожайности растений те или иные различия в окраске, так как хлорофилл является ограничивающим фактором только при небольшом его количестве, да и то, по-видимому, в активных формах, а косвенная роль хлорофилла в разных условиях может проявляться по-разному.

Прямые сопоставления давали различные ответы в зависимости от экспериментального материала, почв, климата и т. п. В популяции сахарной свеклы при сопоставлении темных и светлых растений (Оканенко, 1938) всегда наблюдалась положительная корреляция. То же явление наблюдается и в пределах отдельных потомств (за небольшими исключениями). Среди большого набора потомств у растений с темной окраской листьев вес корня бывает выше среднего значительно чаще, чем у растений со светлой окраской. Сочетания факторов как внутренних, так и внешних, при которых темнолиственные растения оказываются более урожайными, встречается, по-видимому, чаще, чем сочетания, благоприятствующие повышенной урожайности растений со светлой ботвой.

Некоторое внимание возбудил вопрос о роли каротиноидов в биологических процессах у свеклы и о возможности использования ботвы свеклы для получения каротина. Различные исследователи показали, что каротин и каротены принимают участие в окислительно-восстановительных процессах и в явлениях роста и размножения. В то же время каротиноиды принимают участие в процессе фотосинтеза. Е. Рабинович (1951) считает, что часть квантов, поглощенных каротиноидами, переходит к хлорофиллу и переводит последний на низкий уровень электронного возбуждения, при котором эти кванты могут быть использованы для фотосинтеза.

Наблюдения на свекле показали, что там, где общее количество света, получаемого растением, больше (приморские районы, степные, возвышенные нагорные), в черешке и ботве образуется больше желтых и красных пигментов, а вес корней и их сахаристость ока-

зываются выше. Опыты с различными сортами показали, что некоторая связь между содержанием каротенов и сахаристостью сортов существует.

Притчард наблюдал, что накопление сахаров идет параллельно накоплению каротенов в ботве сахарной свеклы, особенно при хорошей солнечной погоде. Отношение содержания каротенов к содержанию хлорофилла колеблется в различных случаях от 0,18 до 0,49. Наиболее благоприятное соотношение лежит в пределах 0,37—0,49. В вариантах, где это соотношение выше 0,49, никакой зависимости не наблюдается. Автор считает, что каротиновый коэффициент $= \frac{\text{каротиноиды}}{\text{хлорофиллы}}$ может служить мерилом для характеристики сортов свеклы по сахаристости. При продолжительной влажной погоде, сопровождающейся изменениями давления, количество каротена в ботве уменьшается. Как правило, в такую погоду уменьшается и сахаристость свеклы. Однако эти работы еще не получили подтверждения в научно-исследовательских учреждениях СССР.

Следует отметить, что интерпретация всех результатов изучения роли количества хлорофилла довольно затруднительна, поскольку все исследователи имели дело с суммой всех зеленых и желтых пигментов. Между тем перенос энергии практически происходит только в одном направлении — от молекул с полосами поглощения, расположенными в более коротковолновой области, к молекулам пигментов с полосами поглощения, расположенными ближе к красному концу спектра (Рабинович, 1951). Поэтому в естественной смеси пигментов энергия может переноситься к фикоэритрину, затем к фикоцианину, потом к хлорофиллам с или b и, наконец, к хлорофиллу а. Таким образом, хлорофилл а является собирателем всей энергии.

Пигмент — акцептор энергии — может содержаться в небольшом количестве; оно может быть недостаточным для прямого поглощения энергии света, но вполне достаточным, чтобы служить ловушкой квантов энергии, поглощенных первоначально другими пигментами. Б. Кок (1961) предложил теорию, по которой фотосинтез сенсибилизируется пигментом, присутствующим в очень небольшом количестве с полосой поглощения 705 *мм*, — П-700; энергия возбуждения молекул хлорофилла а может мигрировать и собираться рассеянными молекулами П-700.

ПОЧВЕННОЕ ПИТАНИЕ И ФОТОСИНТЕЗ

Вопрос о значении почвенного питания для фотосинтеза очень сложен, так как помимо непосредственного влияния отдельные элементы питания оказывают и большое косвенное влияние. В то же время часто недостаток изучаемого элемента питания сказывается на развитии растительного организма и приводит к изменению ря-

да физиологических процессов, в том числе и фотосинтеза. Однако это изменение вторичного порядка, и вряд ли его можно рассматривать как результат непосредственного недостатка того или иного элемента.

Л. С. Любарская (1950) изучала влияние минерального питания сахарной свеклы на фотосинтез при различных условиях влажности почвы. Свеклу (сорт И-1305) выращивали в вегетационных сосудах на слабо выщелоченном черноземе. В сосуды вносили различные количества NPK: азот — в виде смеси нитратов калия, кальция, натрия и NH_4, фосфор — в виде $Ca(H_2PO_4)_2$ и калий — в виде KNO_3 и KCl. Фосфор вносили при закладке опыта, а увеличенные дозы натрия и калия (сверх 2 *г*) давали в две подкормки. В каждом варианте питания было три градации влажности: 70% от капиллярной влагоемкости почвы, 35% — июльская засуха с 10/VII и августовская засуха с 10/VIII. До 10/VIII и после 10/IX влажность по всему опыту поддерживалась на уровне 60%. Интенсивность фотосинтеза определяли в домиках-изоляторах, обычно в первую половину дня (от 9 до 12 *ч*) (табл. 58).

Таблица 58

Интенсивность фотосинтеза сахарной свеклы при различных условиях питания и влажности почвы (Московская область)

Варианты	Дозы удобрений, *г*			Количество CO_2, *мг*, усвоенной за 1 *ч* на 100 *см*² листа при разной влажности				
				25—30/VII		23—27/VIII		
	N	P_2O_5	K_2O	70%	35% (с 10/VII)	70%	35% (с 10/VIII)	70% (с 10/VIII)
I	2	2	2	6,87	4,65	—	—	—
II	4	2	2	5,76	3,93	8,42	7,39	10,94
III	2	4	2	8,49	6,55	9,35	7,05	8,67
IV	2	2	4	8,69	7,14	9,51	8,57	9,56
V	4	4	4	6,35	6,15	8,38	8,95	9,79

Автор пришел к заключению, что при нормальной влажности почвы усиленное калийное и фосфорное удобрения благоприятствуют повышению фотосинтеза. В условиях засухи меньшее снижение фотосинтеза наблюдается в вариантах с добавлением калия. Автор связывает это с повышением дисперсности плазмы и ее водоудерживающей способности под влиянием калия.

Изучение интенсивности фотосинтеза у сахарной свеклы на полях передовиков-свекловодов в Киевской области, выполненное лабораторией фотосинтеза Украинского института физиологии растений в 1960 г., показало, что при внесении большего количества удобрений интенсивность фотосинтеза существенно увеличивается. Звеньевая О. К. Дыптан на глубоком малогумусном черноземе внесла под зябь 15 *т* навоза, 1,1 *ц* суперфосфата, 0,8 *ц* фосфатшлака,

1,0 *ц* каинита и 0,5 *ц* сернокислого аммония, в то время как соревнующаяся с ней звеньевая Г. И. Кожема внесла лишь 12 *т* навоза при том же количестве минеральных удобрений. При предпосевной культивации Дыптан внесла 16 *т* навоза, 2,5 *ц* золы и 2,5 *т* птичьего помета против 6,5 *т* навоза, 0,6 *ц* золы, 2 *ц* помета, внесенных Кожемой. Остальные удобрения при посеве и в 1-, 2- и 3-ю подкормки при рыхлении были внесены в одинаковом количестве.

Средняя интенсивность фотосинтеза у свеклы на участке Дыптан (определения с 30/VI по 2/VII) была высокой и равнялась 40,8 при максимуме 52,4 *мг* CO_2 на 100 *см*² в 1 *ч*, в то время как на участке Кожемы она была почти вдвое меньше — 24,4 *мг*. Коэффициент использования падающей радиации был выше на поле Дыптан (3,1 против 1,8). Но особенно существенная разница выявилась при пересчете ассимиляции на одно растение: 708 *мг/дм*² в 1 *ч* у Дыптан и 144 *мг/дм*² в 1 *ч* у Кожемы. Эти различия объясняются более сильным начальным ростом растений на хорошо удобренном поле. И хотя во второй половине августа ухудшившиеся условия вегетации привели к большему снижению фотосинтеза на участке Дыптан (18,3 против 21,4), все же урожай свеклы у Дыптан был 650 *ц*, а у Кожемы около 350 *ц*.

Большой интерес представляет вопрос о влиянии на фотосинтез отдельных элементов минерального питания.

В лаборатории фотосинтеза Украинского института физиологии растений в серии вегетационных опытов изучали роль калия в процессе фотосинтеза (Окаиенко, Берштейн, Пшеничная, 1965). Часть растений, выращенных на бескалийном фоне (присутствовал только тот калий, который содержится в клубочках и в песке), подкармливали калием или его заменителями — натрием и рубидием. При недостатке калия или его отсутствии в питательной смеси количество калия в вегетативных органах резко снижалось, особенно в черешках. В этих опытах изменение интенсивности фотосинтеза произошло как в результате изменений в структуре растений, так и в результате изменения самого фотосинтетического процесса.

Более правильное представление о влиянии элементов минерального питания на фотосинтез возникает при изучении интенсивности этого процесса непосредственно после подкормки растения интересующим нас элементом.

Д. М. Головко (1938) определял интенсивность фотосинтеза через несколько дней после подкормки. При азотном голодании (у подсолнечника) интенсивность фотосинтеза снижалась, а при подкормке азотом наблюдалась резкая вспышка фотосинтеза. Одной из причин угнетения фотосинтеза при недостатке азота автор считает закрытое состояние устьиц и меньшее количество хлорофилла в листьях. При недостатке калия интенсивность фотосинтеза была ослаблена, а подкормка калием еще более понижала фотосинтез.

Дальнейшие исследования изолированных хлоропластов показали, что калий принимает непосредственное участие в реакциях

Таблица 59

Ассимиляция CO_2 при различном режиме питания сахарной свеклы (средние данные из нескольких определений)

Варианты	Поглощение CO_2, *мг* на 1 *дм²/ч*		
	19/VI	29/VII	30/VII
Полное удобрение NPK	23,7	42,6	—
$^1/_4$N + PK	22,5	23,4	15,7
$^1/_4$N + подкормка N	—	38,2	35,0
$^1/_4$ P + NK	24,4	23,3	18,6
$^1/_4$ P + подкормка P	—	—	23,6
$^1/_4$K + NP	24,4	40,2	—

фотофосфорилирования. Одновременно А. Л. Курсанов с сотрудниками (1965) показал, что при калийном дефиците понижается активность глюкозо-6-фосфат дегидразы—энзима начального процесса в пентозофосфатном цикле. Это приводит к ослаблению интенсивности образования НАДФ—H_2 и рибулозо-5-фосфата и должно вызывать серьезные нарушения функций растения. Электронномикроскопическое изучение корней тыквы показало постепенное деградирование митохондрий — этих дыхательных энергетических центров.

Подкормка растений свеклы в опытах, проведенных в Институте физиологии растений АН УССР, также сопровождалась существенным увеличением интенсивности фотосинтеза (табл. 59). При подкормках в июле и августе содержание калия в листьях поднимается почти до нормы, а в черешках до уровня 30—40% от нормы. При уменьшении дозы калия до 0,1% интенсивность дыхания (показатель расстройства метаболических процессов) изменилась несущественно. Только полное исключение калия сопровождалось существенным подъемом дыхания.

При исключении калия из питательной смеси торможение в росте ботвы начинает проявляться только в конце июля: наблюдается ускоренное отмирание листьев, формируются мелкие молодые листья, а края листьев становятся коричневыми[1]. При исключении натрия рост ботвы тормозился только в конце вегетации. При замене калия равным количеством натрия наблюдалось сначала несколько повышенное развитие ботвы, а затем резкое его угнетение. При исключении магния торможения в росте ботвы не было, а со второй половины вегетации листья стали светлеть. Интенсивность фотосинтеза при недостатке калия начала снижаться еще раньше, чем выявилось торможение роста (табл. 60, 61). Замена калия нат-

[1] При вымывании калия из околоплодников все эти явления наступают раньше.

Таблица 60

Ассимиляция CO_2 листьями сахарной свеклы при различных вариантах питания

Варианты	Ассимилировано CO_2, *мг* на 1 *дм²/ч*		
	18/VII	20/VIII	12/IX
Контроль	25,3	32,8	39,4
Без K	14,5	16,0	23,0
K заменен Na	—	17,6	22,2
Без Na	—	31,1	36,8
Без Mg	20,8	33,3	32,0
0,1% дозы P	15,0	21,5	—

рием не усилила фотосинтеза; недостаток натрия не повлиял на интенсивность фотосинтеза. Исключение из питательной смеси любого исследуемого элемента вызывало увеличение в листьях содержания сахаров, однако в дальнейшем при проявлении признаков калийного голодания начиналось снижение содержания сахаров в листьях, которое вновь нормализовалось при подкормках.

Сравнительное изучение фотосинтеза и динамики сахаров показывает, что при исключении из питательной смеси натрия и магния нарушения в углеводном обмене мало влияют на интенсивность фотосинтеза, в то время как при исключении калия фотосинтез существенно снижается.

Известно, что калий принимает участие в окислительном фосфорилировании, а по данным Латцко (Latzko, 1959) и в фотосинтетическом фосфорилировании — в световой фазе фотосинтеза. Активирование этих процессов обычно сопровождается более интенсивным включением неорганического фосфора в органический, в состав ко-

Таблица 61

Интенсивность фотосинтеза в листьях сахарной свеклы при подкормке на бескалийном фоне

Варианты	Ассимилировано *мг* CO_2 на 1 *дм²/ч* в разные дни после подкормки			
	до подкормки	2-й	4-й	20-й
Подкормка 25/VII				
Без K	32,4	24,1	29,2	18,1
K	31,8	20,2	35,8	43,9
Na	29,1	24,1	38,3	16,2
Rb	35,1	32,7	40,0	21,6
Подкормка 25/VIII				
Без K	33,1	29,4	20,5	19,4
K	33,2	29,4	31,3	49,2
Na	31,0	28,6	25,4	27,9
Rb	31,2	33,7	31,3	36,3

Таблица 62

Содержание фосфора, у растений сахарной свеклы, выращенных при недостатке калия

Дата	Варианты опыта	Содержание фосфора			
		мгк на 1 *г* сырого веса		% от общего фосфора	
		неорганический	органический	неорганический	органический
	Молодые листья				
31/IX	контроль	64,0	38,0	62,7	37,3
	без К	720,0	32,0	69,2	30,8
	вместо К дан Na	114,0	45,0	67,4	32,6
	Старые листья				
	контроль	52,0	13,5	77,0	23,0
	без К	150,0	34,0	81,0	19,0
	вместо К дан Na	125,0	32,0	79,6	20,4
	Ранняя (25/VII) подкормка на бескалийном фоне				
31/VIII	Контроль (без К)	51,2	26,3	66,1	33,9
	Подкормка К	35,5	22,0	61,4	38,6
	Подкормка Na	57,5	25,0	69,6	30,4
	Подкормка Rb	65,0	15,5	81,3	18,7
	Поздняя (25/VIII) подкормка на бескалийном фоне				
5/IX	Контроль (без К)	35,0	33,7	51,0	49,0
	Подкормка К	57,5	67,5	45,2	54,8
	Подкормка Na	55,0	21,2	72,2	27,8
	Подкормка Rb	55,0	42,5	56,5	43,5

торого входят активные фосфорные соединения. Изменение содержания органического фосфора (в процентах от общего) у растений из разных вариантов позволяет заключить, что при недостатке калия образуется меньше органических фосфорных соединений, и ни натрий, ни рубидий заменить калий не могут. В особенности это четко видно в экспериментах, где растения долго росли без калия (табл. 62). Следовательно, калий у высоких растений принимает участие в фосфорилировании. При недостатке калия резко снижается вес корня сахарной свеклы, его сахаристость и содержание сахара в корне, но увеличивается соотношение веса ботвы и корней. Натрий в этом случае не только не заменяет калия, но даже снижает рост и сахаристость корня. В то же время внесение натрия в присутствии калия (контроль) сопровождается увеличением веса корня и его сахаристости (табл. 63).

Дальнейшие исследования показали, что реакция растения свеклы на недостаток калия значительно сложнее. Во второй по-

Сахаристость и вес растений сахарной свеклы в конце вегетации, протекавшей при недостатке элементов питания

Варианты	Вес, г		Вес ботвы / вес корня	Содержание сахара, %	Выход сахара, %
	листьев	корня			
Удобрения даны при посеве					
Полное питание	183	518	0,35	17,3	100
Без K	169	178	0,96	12,9	30,6
K заменен Na	82	143	0,57	10,9	17,4
Без Na	147	471	0,31	16,4	86,1
0,1 P	68	248	0,27	17,6	48,6
Подкормка на бескалийном фоне — 25/VII					
Контроль (без K)	—	140	—	11,5	100
Подкормка K	181	449	0,40	18,0	505
Подкормка Na	143	199	0,72	12,5	155
Подкормка Rb	257	255	1,00	12,6	200

ловине вегетации казалось, что растениям грозит гибель. Однако в конце вегетации рост листьев и корней усилился, интенсивность фотосинтеза, по крайней мере верхних листьев, повысилась, а интенсивность дыхания, которая была повышенной в середине вегетации, нормализовалась. Содержание фосфора к этому времени увеличилось, несколько возросло и содержание калия в листьях. Растения приспособились к извлечению ничтожных количеств калия, необходимых для их жизнедеятельности.

Г. П. Устенко (1941) для изучения влияния основных элементов корневого питания на фотосинтез и дыхание сахарной свеклы применил разные способы воздействия: смачивание, инъекции и погружение черешков в растворы. Фотосинтез изучался в токе воздуха при скорости 30 *л/ч* на рассеянном свету. Листья смачивали вечером накануне эксперимента 0,1 н. растворами NH_4NO_3, $Ca(H_2PO_4)_2$ и KCl в разные периоды роста. Для эксперимента всегда брали листья 10—12-дневного возраста.

Инъецировали листья по способу вакуум-инфильтрации. Интенсивность фотосинтеза определяли при искусственном освещении — 10 000 *лк*. В этом случае интенсивность фотосинтеза повышалась на 28% при воздействии NH_4NO_3 и $Ca(H_2PO_4)_2$ и уменьшалась на 12% при воздействии KCl.

Влияние минеральных солей на передвижение углеводов Г. П. Устенко изучил в опытах с листьями свеклы сорта ZZ, содержащими разное количество ассимилятов. Это достигалось тем, что половину листьев предварительно срезали и ставили в темноту, где

часть ассимилятов использовалась на дыхание, остальные листья находились в обычных условиях, на свету.

Опыты показали, что в листьях, предварительно находившихся в темноте, интенсивность фотосинтеза была выше, чем у листьев, находившихся на свету. Введение солей NH_4NO_3, $Ca(H_2PO_4)_2$,

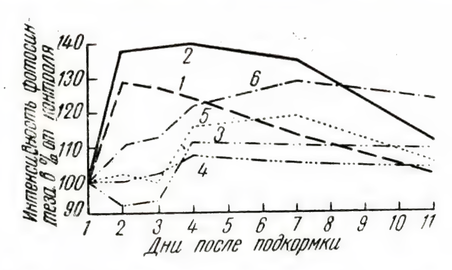


Рис. 44. Влияние внекорневых и корневых подкормок NPK на интенсивность фотосинтеза сахарной свеклы:

1 — внекорневая подкормка 0,5%-ным; *2*—1,5%-ным; *3*—3%-ным раствором NPK; *4*—корневая подкормка 1,5%-ным; *5*—4,5%-ным; *6*—9%-ным раствором NPK

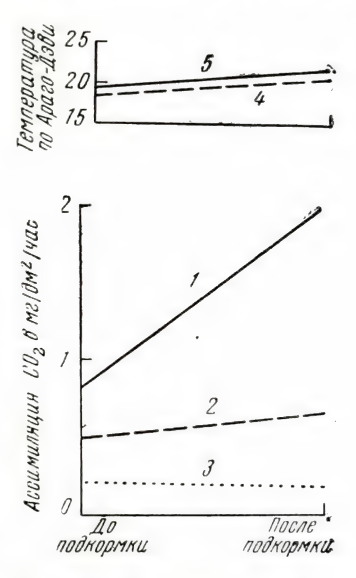


Рис. 45. Интенсивность фотосинтеза в переходный световой период (по Дорохову, Починку и Оканенко, 1959):

1 — подкормка NPK; *2* — подкормка PK; *3* — контроль; *4* —показания черного термометра; *5* — показания блестящего термометра

$MgSO_4$ и $ZnSO_4$ в листья вызывает повышение интенсивности фотосинтеза; причем это повышение у листьев, бывших на свету (с большим содержанием ассимилятов), значительнее, чем в листьях, находившихся предварительно в темноте.

Ф. Ф. Мацков (1952) повторил опыты Устенко и получил те же результаты. Отличие заключалось лишь в том, что особенно большое повышение интенсивности фотосинтеза было вызвано внекорневой подкормкой калием в июне.

Е. Е. Маргацкий (1955), разрабатывая способы питания свеклы внекорневым путем, наблюдал повышение накопления сухого вещества при внекорневой подкормке минеральными веществами. Если в августе в контроле прибавка сухого вещества за 1 *ч* составляла 0,05 *мг* на 1 *см*², то после опрыскивания прибавка была 0,07 *мг,* в сентябре соответственно: 0,010 и 0,045 *мг* на 1 *см*².

При обычном сравнении ассимиляции у подкормленных и неподкормленных растений получается недостаточно точное представление о различиях из-за присущей каждому растению индивидуальности, поэтому в лаборатории фотосинтеза УИФР был применен метод расчета фотосинтеза по отношению к его величине до опыта с поправкой на влияние изменившихся внешних условий (Дорохов, Починок, Оканенко, 1959). Растения свеклы из вегетационного опыта опрыскивали 1,5%-ным раствором NPK или PK,

контрольные растения — водой[1]. Определение фотосинтеза начинали через 1 *ч* после опрыскивания и продолжали в течение 10 дней (рис. 44).

У контрольных растений после опрыскивания водой произошло некоторое повышение интенсивности фотосинтеза, однако оно носило временный характер. У растений, обработанных 1,5%-ным раствором NPK, повышение интенсивности фотосинтеза было продолжительным, достигло максимума (40%) на 3-й и закончилось на 10-й день. Корневая подкормка азотом, фосфором и калием также повлияла на повышение интенсивности фотосинтеза, но только позже и в более высокой концентрации. Вторая подкормка произвела аналогичное действие. Растворение осадка на листьях под действием росы сопровождалось также повышением интенсивности фотосинтеза.

Вместе с тем у подкормленных растений раньше начинается и позже заканчивается «фотосинтетический день» (рис. 45). Даже предуборочная подкормка сопровождалась сохранением большей интенсивности фотосинтеза, чем в контроле. Однако при этом усиливались дыхание и рост надземной части растений, что приводило к меньшему (против ожидания) увеличению веса корней (на 5—7%) и их сахаристости (на 0,4—0,7%). При более бедном фоне питания эффект от внекорневой подкормки заметен больше.

Обобщая все работы, и в частности работы Н. Торна (1956), Ф. Ф. Мацкова (1952), Н. И. Шереверя (1958) и Г. К. Иконенко (1959), можно взаимосвязь фотосинтеза и питания представить себе следующим образом. При внекорневой подкормке сахарной свеклы питательные вещества поступают непосредственно в лист, что сопровождается повышением интенсивности фотосинтеза. Это приводит к повышенному образованию сахаров и повышенной активности ферментов, в связи с чем увеличивается поступление сахаров в корень, увеличивается количество органических кислот и интенсивность дыхания; последнее приводит к повышенному поступлению минеральных веществ из почвы и перераспределению в растениях, что, в свою очередь, положительно отражается на фотосинтезе. Таким образом, при внекорневой подкормке используются не только те небольшие количества солей, какие находятся в подкормке, но и усиливается поступление питательных веществ из почвы.

Подкормка микроэлементами марганцем и цинком оказалась эффективной, в особенности совместно с макроэлементами, как в отношении повышения фотосинтеза, так и урожая сахарной свеклы.

На почвах, бедных медью, фотосинтез существенно увеличивается при внесении меди в почву или при внекорневой подкормке. Особенно ощутим эффект в случае наступления жаркой погоды:

---

[1] Опыты с меченым фосфором показали, что поступление его в растение начинается непосредственно после нанесения веществ на лист.

в засуху у растений, получающих достаточное количество меди, депрессии фотосинтеза почти не наступает, а при недостатке меди она выражена очень сильно (Оканенко, Островская, 1958; Оканенко, Починок, 1959).

Экономически выгодна обработка свеклы микроэлементами с самолета вместе с ядами против долгоносика.

А. А. Рихтер и Н. Г. Васильева (1941) опрыскивали растения H_3BO_3 (0,02%) и $ZnSO_4$ (0,000348 *M*). Такое опрыскивание содействовало повышению интенсивности фотосинтеза до 30—40% в течение 10 дней.

Все, что было сказано о прямом и косвенном действии минеральных веществ, приводит к выводу о сложности взаимоотношений воздушного и минерального питания.

Так, у растений, выросших при недостаточном питании, добавление отдельных элементов совершенно иначе отражается на интенсивности фотосинтеза, чем у растений, выросших при обильном питании. В частности, влияние азота, фосфора и калия на интенсивность фотосинтеза будет зависеть в значительной мере от присутствия других веществ. Необходимо изучать «предшествующую историю» растения — питание его до опыта, и только после этого вводить определенные количества отдельных элементов и смесь NPK.

Таким образом, взаимоотношение между воздушным и корневым питанием определяется всей динамикой растения — особенностями его обмена веществ и сочетанием внешних и внутренних факторов. Резкое снижение фотосинтеза происходит при повреждениях самого фотосинтетического аппарата вследствие минерального голодания. Таким образом, прежние взгляды относительно того, что минеральные удобрения повышают урожай и интенсивность роста, но не влияют на интенсивность фотосинтеза, неверны.

Увеличение интенсивности роста вследствие стимуляции прорастания или других причин при одинаковой интенсивности фотосинтеза всегда способствует нарастанию ассимиляции целого растения. В большинстве случаев при внесении подкормок, наблюдается существенное повышение интенсивности фотосинтеза, возрастает ассимиляция целого растения. Растения с недостаточным количеством того или иного элемента, резко реагируют на его внесение повышением фотосинтеза.

В зародыше растения минеральные и пластические вещества находятся в определенном соотношении. Позже с развитием листового аппарата минеральные вещества поступают через корневую систему; сахара поступают из листьев в корни и корешки. В адсорбирующей зоне корня интенсивно идет дыхание (гликолиз с последующим воздействием циклоферазных ферментов в цикле Кребса). Сахара при этом обращаются в кислоты ди- и трикарбонового цикла. Процесс идет настолько быстро, что в тонких разветвлениях корней почти не остается сахаров, несмотря на постоянный приток их из листьев. Кислоты, переходя одна в другую, постепенно

окисляются до углекислого газа и воды, создавая запас энергии в виде макроорганических связей АТФ. Кетокислоты, образующиеся при этих превращениях, участвуют в первичной ассимиляции аммиака, присоединяя NH_2-группы. Здесь же утилизируются и фосфаты, принимающие участие в образовании кислот и синтезе пептидных и амидных связей. В результате аминирования и переаминирования кетокислоты превращаются в аланин, глицин, аспарагиновую и глютаминовую кислоты, а затем и в более сложные азотистые соединения, которые используются на месте и передвигаются в листья (Курсанов, 1960). Чем больше ассимилятов будет поступать в корень из листьев, тем интенсивнее будут идти эти процессы. Более интенсивный обмен и более интенсивное поступление минеральных веществ будут благоприятствовать и более интенсивному фотосинтезу.

Правда, некоторые данные свидетельствуют о неполноте этих представлений. Так, Моиз с сотрудниками (1959) наблюдал, что усиление нитратного питания у *Bryophyllum* сопровождается снижением поглощения углекислоты. Д. М. Гродзинский и А. М. Гродзинский (1959) на свету в безуглекислой атмосфере наблюдали усиление поступления в корень анионов фосфорной и серной кислот, т. е. некоторый антагонизм между поступлением кислот воздушным и корневым путем. Скудость данных свидетельствует о недостаточной изученности этих вопросов. И вместе с тем можно сказать, что высокая интенсивность фотосинтеза является основным условием для использования сочетания высоких доз удобрений и интенсификации обмена веществ. В связи с этим необходимо разрабатывать специальные приемы воздействия на фотосинтез и создавать сорта сахарной свеклы, отзывчивые на повышенное количество удобрений. Такие работы проводились на Льговской селекционной станции.

ФОТОСИНТЕЗ У РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ И СОРТОВ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Исходя из большого различия общей продуктивности разных сортов свеклы, можно ожидать и разной интенсивности фотосинтеза. Однако специальных исследований фотосинтеза сортов свеклы немного. Одной из первых исследовала этот вопрос Л. Ф. Петрашевская (1925), которая изучила накопление сухого вещества по методу половинок в условиях Ленинграда у столовой, кормовой и сахарной свеклы. Поскольку метод этот косвенный и недостаточно точный[1], цифры были получены очень пестрые. А. Ф. Маринчик и А. С. Оканенко (1957) наблюдали, что у урожайного сорта Р 06

---

[1] Недостаточная точность вызвана тем, что половины листа у свеклы развиты не всегда равномерно. Разница в весе 1 *см*² листовой ткани правой и левой половин достигает 2—4%, а иногда доходит до 10%. Чаще такие случаи наблюдаются осенью, когда появляется много асимметричных листьев (Оканенко, 1926).

интенсивность накопления сухого вещества в миллиграммах на 100 *см*² за 1 *ч* была выше, чем у сахаристого сорта Янаш:

	Янаш	Р 06
7/VII	7,4	10,2
26/VII	2,4	2,7
15/IX	1,2	5,4
20/IX	8,8	9,8

В Тирлемонской лаборатории изучали фотосинтетическую активность листьев у различных сортов: Геллисхо (с небольшой розеткой), Клейнванцлебен (с большой розеткой), Диппе и Римпау при различной интенсивности света: в 10 000 *лк* (темное небо), 20 000 *лк* (облачное небо), 56 000 *лк* (светлое небо) и 91 000 *лк* (солнце без туч). На рис. 46 видно, что у листьев Геллисхо (с малой розеткой) фотосинтетическая активность выше, чем у листьев сорта Клейнванцлебен (с большой розеткой). Особенно существенны эти различия при высокой интенсивности освещения. В этом случае сорт Геллисхо дает больший урожай (вес корней и сбор сахара), чем сорт Клейнванцлебен.

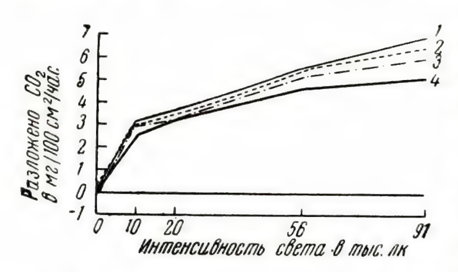


Рис. 46. Фотосинтетическая активность листьев различных сортов свеклы при различной интенсивности света (по Rouboux, 1947):
1 — Геллисхо; *2* — Римпау; *3* — Диппе; *4* — Клейнванцлебен

Изучение интенсивности фотосинтеза в естественных условиях позволяет считать, что в разных погодных условиях она варьирует в соответствии с природой сортов. В большинстве экспериментов бóльшая интенсивность из трех изучаемых сортов была у сорта Р 06 (Починок, Оканенко, 1959). Бонстра (Boonstra, Голландия) определил коэффициент использования солнечной энергии для ряда сортов в течение вегетационного периода и показал, что наиболее высокий коэффициент, а следовательно, и наиболее высокая интенсивность фотосинтеза наблюдаются у полиплоидного сорта Кюн и сорта Фризо, а наименьшая — у сортов Z и Хаутана. Величина коэффициентов по периодам позволяет судить о скороспелости и позднеспелости сорта (цит. по Gaastra, 1958). Об интенсивности фотосинтеза можно судить и по динамике накопления сахаров. Сорта с высокой фотосинтетической способностью листьев могут быть использованы селекционерами для создания новых сортов.

ФОТОСИНТЕЗ У РАСТЕНИЙ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ С РАЗЛИЧНОЙ ВЕЛИЧИНОЙ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ И РАЗЛИЧНОЙ ГУСТОТОЙ СТОЯНИЯ

При относительно редком стоянии растений, когда листья одних растений не затеняются листьями других, интенсивность фотосинтеза у растений с менее развитой ассимиляционной поверхностью

обычно мало отличается от интенсивности фотосинтеза растений с лучше развитой ассимиляционной поверхностью. Только с понижением температуры и ослаблением интенсивности роста удается обнаружить более высокую интенсивность фотосинтеза у лучше развитых растений. Вместе с тем наблюдается и высокая сопряженность между величиной листовой поверхности и величиной корня — органа, где откладываются ассимилированные продукты. Коэффициент корреляции между весом корня и произведением поверхности ассимиляционной ткани на величину ее долговечности (в днях), по определению П. Е. Ярошевского, выше 0,9. Когда мы переходим к размещению растений в посеве, то приобретает интерес максимальная фотосинтетическая продукция с единицы площади посева, которая будет определяться двумя индексами: величиной ассимиляционной поверхности и интенсивностью фотосинтеза. Чем больше растений на площади и чем они крупнее, тем меньше интенсивность фотосинтеза у большинства листьев. Интенсивная ассимиляция будет идти только в листьях верхних ярусов, листья средних ярусов ассимилируют слабее, а нижние еще слабее вследствие того, что они получают свет, прошедший через верхние листья. В то же время нижние листья интенсивно испаряют влагу, интенсивно дышат и расходуют накопленный верхними листьями сахар. Бывают нередко и такие погодные условия, при которых мощно развитая ботва может быть не полезным, а вредным фактором. Поэтому в каждом конкретном случае приходится определять наиболее рациональную величину листовой поверхности (густота посева) в сочетании с лучшей интенсивностью фотосинтеза.

Вопрос о значении величины ассимиляционной поверхности возник давно. Некоторые исследователи искусственно уменьшали облиственность и отмечали уменьшение урожая сахара (Strakosch, 1906).

При скашивании ботвы наблюдалось только уменьшение урожая корней (Штроммер, 1908). Г. Селиберг и М. Кроткина (1924) указывают, что частичное удаление листьев влияет на снижение сахаристости в той части корня, с которой непосредственно связаны удаляемые листья.

Н. Орловский, Б. Попович и И. Колоша (1930) различными способами удаляли часть листовой поверхности. В результате ранней обрезки листьев вес корня уменьшался в 4 раза. В других опытах удаляли $^1/_4$, $^1/_2$ или $^3/_4$ каждого листа. На урожае это сказалось отрицательно. В условиях влажного года урожай снижался особенно значительно.

А. Я. Кокин (1930) получил иные результаты. Оказалось, что нормальный вес корня и нормальное количество сахара можно получить с растений, сохранивших около $^1/_3$ обычной площади листьев (6 листьев). Продуктивность синтетической работы оставшихся листьев увеличивается. Последующая работа С. И. Кокиной (1930) подтвердила эти результаты.

Неожиданные данные опытов Кокиных заставили Н. И. Орлов-

ского (1932) произвести дополнительные исследования. Опыт был поставлен с кормовыми, урожайными и сахаристыми формами свеклы. При удалении 50% листьев урожай сахара явно снижался, удаление 25 и 33% листьев в некоторых случаях на урожае почти не сказывалось. По-видимому, результаты Кокиных можно объяснить условиями роста свеклы в Ленинграде, где корни достигают малого веса. Кроме того, Кокины не отрывали первые листочки, удаление которых приводит к резкому снижению урожая корней. Так, по данным Ярошевского, удаление семядолей вызывает уменьшение веса корня на 15—50%; удаление верхушечной почки часто сопровождается увеличением сахаристости до 1%.

Так как в ряде опытов удаление значительной доли листовой поверхности дало непропорционально меньшее снижение урожая корней, то, очевидно, синтетическая работа листьев при этом увеличивалась. Если оставить у свеклы 10—12 листьев, интенсивность их фотосинтетической работы несомненно повысится; увеличатся размер листьев и их толщина, долговечность резко возрастет. Динамика развития хлоропластов в этих случаях изменяется в сторону омоложения листового аппарата (Табенцкий, 1952).

А. П. Щербаков и О. Ф. Туева (1947) в Киргизии в условиях полива 9/VII удалили у свеклы 8 внешних листьев. В последующие 10 дней у этих растений появилась огромная способность к регенерации. Если у контрольных растений количество листьев за это время увеличилось на 29% и вес ботвы на 30%, то у опытных растений соответствующие величины были 94 и 70%. К 10/VIII вес корней и их сахаристость оказались одинаковыми с контрольными растениями. Даже 19/VII, когда вес корня был 157 *г*, удаление восьми внешних листьев не отразилось на весе корня и его сахаристости (536 *г* и 16,9%) при уборке свеклы — 10/VIII. Растения компенсировали удаление пяти внешних листьев, проведенное 30/VII; к 10/VIII вес корней всех растений был одинаков с контролем. При удалении 10 внешних листьев в тот же срок вес корня падает, а развитие листовой ткани задерживается. После удаления пяти внутренних листьев (30/VII) листья начали усиленно расти, но вес корня и его сахаристость не достигли уровня контроля (473 *г* и 15,6% сахаристости).

На основании этих данных можно заключить, что внутренние листья имеют иное физиологическое значение, чем внешние. В первый период вегетации (до 30/VII) пластические вещества используются преимущественно на формирование листьев, а во второй период — на формирование корня. Удаление некоторого количества внешних листьев не меняло направления потока и не нарушало накопления сахара в корне. Удаление внутренних листьев во вторую половину вегетации меняло направление потока пластических веществ, что приводило к замедлению формирования корня и его сахаристости. Удаление листьев повышало фотосинтетическую деятельность оставшихся на растении листьев. Такому повышению фотосинтетической деятельности благоприятствовала обеспеченность

растения минеральными питательными веществами и достаточным количеством тепла, света и влаги.

Динамика интенсивности фотосинтеза зависит от долговечности листьев. Поскольку частая перемена листьев сопровождается большой тратой ассимилятов, постольку заранее определить продуктивность растения невозможно. Виммер и за ним Леш утверждают, что с уменьшением доли отмерших листьев, содержание сахара повышается (Lesch, 1948). Положительную роль долговечности листьев поддерживает и П. Е. Ярошевский (1925). Однако существует и противоположное мнение, согласно которому растение, лучше реагирующее на смену условий сменой листьев, больше приспособлено к смене условий и может быть более продуктивным.

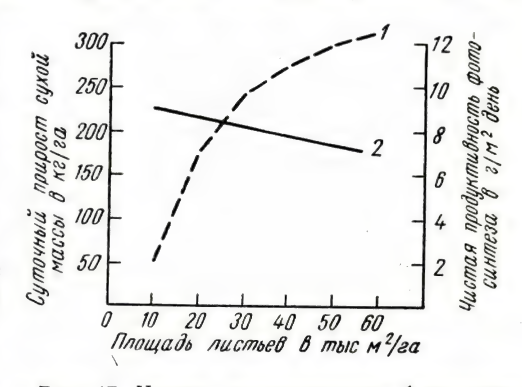


Рис. 47. Чистая продуктивность фотосинтеза и суточные приросты сухой массы в зависимости от поверхности листьев:
1 — суточный прирост сухой массы; *2* — продуктивность фотосинтеза

Общий вывод, который можно сделать из экспериментального материала, сводится к тому, что в климатических условиях Советского Союза даже частичная потеря листового аппарата на ранних стадиях роста приводит к уменьшению веса корня, а потеря листьев на более поздней стадии роста снижает вес корня в меньшей степени. Результаты, полученные в опытах с искусственным уменьшением ассимиляционной поверхности, по-видимому, не могут служить основанием для истинного представления об ее оптимальной величине, поскольку во многих случаях отмечалась повышенная фотосинтетическая деятельность оставшихся листьев. Это можно рассматривать как реакцию раздражения или как следствие установившегося ритма потребности в необходимом количестве пластических веществ.

Оптимальная величина ассимиляционной поверхности различна в разных климатических условиях. Во влажных условиях она может быть больше, в континентальных — меньше. Так, для влажных условий Англии, по данным Уотсона (цит. по Ничипоровичу, 1959), она равна примерно 50 000 *м*² (рис. 47). Однако с увеличением поверхности листьев они начинают затенять друг друга, и чистая продуктивность фотосинтеза уменьшается. При рядовом посеве интенсивность фотосинтеза у растений уменьшается сильнее, чем при квадратном.

В Казахстане в условиях орошения в опытах с различным размещением растений сахарной свеклы площадь листовой поверхности изменялась по-разному (табл. 64).

Таблица 64

Изменение площади листовой поверхности и продуктивности фотосинтеза в течение вегетации при различных способах размещения растений сахарной свеклы (по Игнатовой, 1961)

Даты	44,5×18 *см*	(60×44,5 *см*):2	(60×60 *см*):2	(60×44,5 *см*):1
Средняя площадь листовой поверхности в тыс. $м^2$ на 1 *га*				
1/VI	1,5	1,2	0,7	0,5
16/VI	9,9	7,9	7,4	5,3
1/VII	28,8	27,4	20,9	22,0
18/VII	57,0	49,7	45,8	36,0
1/VIII	59,7	60,7	46,0	49,9
16/VIII	66,0	61,9	48,7	50,2
1/IX	48,8	56,3	48,8	47,7
15/IX	46,5	50,6	48,6	47,7
1/X	43,5	41,3	39,4	38,2
Среднее за вегетацию	40,2	39,7	34,0	33,1
Прирост сухой массы одного растения в *г* на 1 $см^2$ листовой поверхности (продуктивность фотосинтеза)				
1/VI —14/VI	7,2	8,2	7,8	8,6
15/VI —30/VI	7,6	8,9	8,7	10,3
1/VII —15/VII	4,2	3,6	5,1	4,7
16/VII —31/VII	5,6	5,4	5,1	5,2
1/VIII—14/VIII	1,8	3,1	3,8	4,8
15/VIII—31/VIII	3,2	2,9	3,5	4,2
1/IX —15/IX	4,1	5,4	6,1	5,1
Среднее за вегетацию	4,8	5,4	5,7	6,1

Продуктивность фотосинтеза листовой ткани растений в зависимости от способов их размещения оказалась наиболее высокой при квадратном способе размещения растений. Однако продуктивность единицы площади посева определяется еще и поверхностью листьев растений на единице площади. В связи с этим больший урожай сахара с гектара получается при квадратно-гнездовом способе посева:

	44,5×18 *см*	(60×44,5 *см*):2	(60×60 *см*):2	(60×44,5 *см*):1
Число растений, тыс.	100,0	67,0	48,0	36,0
Урожай, *ц*	526,0	618,0	608,0	662,0
Сахаристость, % . .	17,0	16,0	15,5	14,7
Сбор сахара, *кг* . . .	89,3	99,0	94,3	97,3

Интенсивность фотосинтеза определяется и густотой стояния растений, поскольку при этом изменяются температура листьев, условия освещения, транспирации и водного режима. А. А. Табенц-

кий определял температуру листьев электротермометром МТ-52 у растений свеклы при рядовом (18×44,5 *см*) и расширенном (45×45 *см*) посевах в трех ярусах листьев на четырех сторонах (север, восток, юг, запад). У растений в расширенном посеве в интервале между 9 и 13 *ч* температура была выше, чем у растений в рядовом посеве, на 1,7—1,9°С у нижних листьев, на 1,8°С у средних и на 2,6—2,9°С у верхних. При этом температура у верхних листьев была всегда ниже, чем у средних и нижних. При квадратном размещении растений сахарной свеклы, с расстоянием между растениями 45×45 *см,* создаются лучшие условия освещения, почвенного питания и водного режима, чем при обычном рядовом посеве (45×18 *см*); часто наблюдается избыток азотного питания, способствующий усилению ростовых процессов и в связи с этим некоторому снижению сахаристости корня.

В лаборатории физиологии ВНИС И. Ф. Бузанов с сотрудниками (1962) вычленил условия светового питания, поставив растения в одинаковые условия корневого питания и водоснабжения, что удалось сделать в вегетационном опыте в сосудах, которые размещали на площадке в углублениях (в уровень с почвой) на расстояниях, соответствующих рядовому (45×20 *см*) и квадратному (45×45 *см*) посевам. Световой режим и интенсивность фотосинтеза определяли в различных ярусах.

При одинаковых условиях освещения, когда листья не были затенены, интенсивность фотосинтеза у растений рядового и квадратного посевов была примерно одинаковой (15,3 *мг* CO_2 в 1 *ч* на 1 $дм^2$). При затенении вышерасположенными листьями фотосинтез резко снижался (4,1 *мг* CO_2 в 1 *ч* на 1 $дм^2$). У листа, затененного до центральной жилки, интенсивность фотосинтеза на освещенной половине составляла 25,4, а на затененной лишь 10,6 *мг* CO_2 в 1 *ч* на 1 $дм^2$.

Поскольку при рядовом посеве средние и нижние ярусы освещены значительно (в 2—3 раза) слабее, чем верхний, при этом способе следует ожидать пониженной продуктивности растений. Учет урожая и сахаристости корней подтвердил эти ожидания — вес корня и содержание сахара оказались выше у растений, находившихся в лучших условиях светового питания, т. е. высаженных квадратами. Улучшение освещения приводит к повышению сахаристости, а увеличение площади корневого питания способствует усилению ростовых процессов и снижению сахаристости корней. В зависимости от преобладания одних условий над другими могут изменяться урожай и сахаристость свеклы.

ПУТИ ПОВЫШЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА. ФОТОСИНТЕЗ КАК ФАКТОР УРОЖАЯ

Сухая масса урожая сахарной свеклы примерно на 90—95% состоит из органического вещества, созданного деятельностью фотосинтетического аппарата. Поэтому получить высокий урожай при

низкой интенсивности фотосинтеза вряд ли возможно. В то же время известны случаи, в которых растения, принесшие большой урожай, интенсивно росли, но мало отличались от менее урожайных растений по интенсивности фотосинтеза. Это позволило заключить, что потенциальная фотосинтетическая способность у растений достаточно высока и в обычных условиях фотосинтетический аппарат может обеспечить потребность растений в пластических веществах. В тех случаях, когда интенсивность фотосинтеза была низка, это могло быть вызвано вялостью ростовых процессов, в связи с чем ассимиляты использовались менее активно, чем их синтезировали листья. Если такие растения поставить в условия лучшего питания и водоснабжения, то начинается более интенсивный рост всего растения и его листового аппарата, листья опять могут удовлетворять потребности растения, работая с какой-то средней интенсивностью. Следовательно, для повышения урожая достаточно заботиться об улучшении условий роста и утилизации ассимилятов. Однако накопилось много экспериментального материала, свидетельствующего о том, что образование высокого урожая теснейшим образом связано с высоким уровнем фотосинтеза.

У более мощных растений интенсивность фотосинтеза выше, чем у менее мощных (Сербин, 1952). Накопление сухого вещества листьями у крупных, мощных растений свеклы выше, чем у листьев менее крупных растений. Отсюда можно заключить, что и интенсивность фотосинтеза у них выше (табл. 65). В условиях полива интенсивность накопления сухого вещества возрастает, при этом у более крупных растений на бо́льшую величину, чем у мелких.

Таблица 65

Накопление сухого вещества листьями у крупных и мелких растений сахарной свеклы

Группы растений	Время учета, *ч* и *мин*	Сырой вес 1000 *см*², *г*	Сухой вес 1000 *см*², *г*	Накопление сухого вещества за время опыта, *мг*	Накопление сухого вещества за 10 *ч*, *мг*
		Метод «половинок», 16/VI			
Крупные	8.00	43,47	5,101	—	—
	15.00	42,34	6,064	0,963	1,375
Мелкие	8.00	40,95	5,412	—	—
	15.00	42,35	5,760	0,348	0,497
		Метод кольцевания, 16/VI			
Крупные	7.30	43,12	5,241	—	—
	14.30	42,70	6,172	0,931	1,330
Мелкие	17.30	41,39	5,527	—	—
	14.30	40,48	5,994	0,467	0,667

Пути повышения интенсивности фотосинтеза могут быть различными. В условиях юга УССР прежде всего необходимо ликвидировать условия, вызывающие депрессию фотосинтеза в жаркие дни, т. е. поддерживать водный режим растений и почвы соответствующими мероприятиями. Повышение фотосинтеза может быть достигнуто применением удобрений. Во многих случаях очень удобным способом является использование внекорневых подкормок как полным удобрением, так и микроэлементами: марганцем, цинком и медью (последняя особенно на торфяных почвах).

Большая устойчивость уровня фотосинтеза в знойную погоду у растений, воспитанных весной в условиях ограниченной влажности, а летом переведенных в условия засухи, навела на мысль соответствующим образом обрабатывать семена перед посевом. Разработаны два способа: 1) попеременного увлажнения и подсушивания (по Генкелю) и 2) замачивания в воде и попеременного воздействия температуры в 25 и 5°С (Починок, Оканенко, 1959). Оба способа оправдали себя. Растения, выросшие из обработанных семян, хорошо росли как при влажности 40, так и 60% от полной влагоемкости, интенсивность фотосинтеза была высокой. На второй год вегетации корни, выросшие из обработанных семян, быстрее прорастали и быстрее созревали. Те же свойства, хотя и в меньшей мере, обнаружили семена (дали большой урожай корней). Следовательно, свойства растений в результате обработки семян изменились в сторону повышения их устойчивости.

Поскольку роль фотосинтеза как процесса, образующего материал для роста и накопления массы урожая, вполне ясна, многие исследователи соотношение между интенсивностью фотосинтеза и величиной урожая представляли себе слишком просто. Работы советских ученых (В. Н. Любименко, Е. Ф. Вотчала, С. П. Костычева, В. А. Чеснокова, Л. А. Иванова, Н. А. Максимова, И. М. Толмачева, А. А. Ничипоровича и др.) показали, что интенсивность фотосинтеза не является устойчивым процессом и что взаимоотношение между фотосинтезом и урожаем носит очень сложный характер, так как урожай возникает как производное сложного комплекса особенностей самого растения и особенностей окружающей среды.

Формирование массы урожая представляет сложный процесс, слагающийся из роста живого вещества растения и увеличения запасных веществ, откладываемых им. На первых фазах этого процесса происходит усвоение углекислоты, воды и солнечной энергии и накопление ассимилятов в пределах клетки. Образовавшиеся ассимиляты потребляются в качестве строительного материала, на энергетические процессы, связанные с дыханием, и откладываются в виде запасов, что составляет основную массу урожая. В связи с этим идет превращение ассимилятов из одних форм в другие. Все эти процессы происходят при участии различных ферментов, особенности действия которых могут ограничивать скорость потребления и превращения веществ, образовавшихся в процессе фотосин-

теза. Опыты и соответствующие подсчеты показывают, что ассимиляционный аппарат растения не используется полностью все время. Возможно, причина этого заключается в разной продолжительности световой и темновой фаз — последняя протекает в десятки раз медленнее.

Ход этих процессов, а в результате и сам урожай зависят от наследственных свойств растений и тех условий среды, включая и воздействие человека, в какие попадает растение. Наследственные свойства определяют потенцию в отношении максимальной величины урожая при высокой агротехнике. Эти же свойства определяют реакцию растений на окружающие внешние условия, соотношение процессов роста и развития и верхнюю границу фотосинтеза.

Все изложенное свидетельствует о том, что зависимость между интенсивностью фотосинтеза и высотой урожая весьма сложна. Только при слабой интенсивности света интенсивность фотосинтеза прямо коррелирует с высотой урожая. В остальных случаях эта корреляция может быть менее заметной. Если иметь в виду при этом весь комплекс необычайно разнообразных внешних условий, по-разному влияющих на фотосинтез, и отдельные этапы построения растительного тела, превращения ассимилятов и откладывания их в запас, то такая зависимость между интенсивностью фотосинтеза и величиной урожая станет еще более сложной.

Общее, что отмечают все исследователи, — это то, что формирование урожая происходит на фоне сложных взаимосвязей и взаимообусловленности важнейших физиологических процессов.

Е. Ф. Вотчал (1938) ведущим считает нарушение водного режима как элемента единого физиологического комплекса. Одновременно нарушается тепловой баланс — повышается температура листьев и, как следствие, происходит расстройство обмена веществ, усиление дыхания и снижение интенсивности фотосинтеза; т. е. неурожай, по Вотчалу, возникает вследствие ухудшения обмена веществ. Мерой засухоурожайности и урожайности растения является устойчивость здорового состояния его листьев к неблагоприятным факторам.

В связи с этим для получения высокого урожая необходимо поддерживать соответствующий уровень влажности почвы и почвенного питания и культивировать сорта, устойчивые к засушливым условиям. Учитывая, что депрессия фотосинтеза может происходить и от различной продолжительности световой и темновой фаз, целесообразно применять ростактивирующие вещества, ускоряющие утилизацию ассимилятов.

После работ Е. Ф. Вотчала многие советские исследователи неоднократно обращались к анализу связи фотосинтеза и урожая и затрагивали разные стороны этой связи.

Л. А. Иванов (1941) выразил соотношение между фотосинтезом и урожаем следующим уравнением:

$$M + m = PTf - aP_1T_1,$$

где M — сухой вес всего растения (без азота и золы); m — вес отмерших за время вегетации частей растения; f — интенсивность фотосинтеза; a — интенсивность дыхания; P — фотосинтезирующая площадь: P_1 — масса растения; T — длительность фотосинтетической работы; T_1 — время дыхания.

Уменьшаемое в этом уравнении, представляющее произведение интенсивности фотосинтеза, величины фотосинтетической поверхности и длительности фотосинтетической работы, является величиной, определяющей урожай сухой массы. Вычитаемое — произведение величины дыхания, массы растения и длительности процесса — также существенно влияет на урожай.

Связь между интенсивностью ростовых процессов и величиной урожая сухой массы проста. Сложнее вопрос о связи интенсивности фотосинтеза с урожаем. Даже в таких благоприятных условиях роста, какие имеются в Киргизии, появляются симптомы, указывающие на отсутствие гармонического сочетания интенсивности ростовых процессов и интенсивности фотосинтеза. В корнях сахаристого сорта, достигавших веса 4 *кг,* сахаристость центральных зон межкольцевой паренхимы была около 13%, а соседних зон около 20%. Это свидетельствует о недостаточной интенсивности фотосинтеза. Поэтому выведение новых сортов, дающих высокий урожай в условиях высокой агротехники, обеспечивающей ростовые процессы, должно идти не в направлении образования излишне большой листовой поверхности, создающей чрезмерное затемнение и требующей для своего роста огромного расхода пластических материалов и воды, а в направлении повышения интенсивности фотосинтеза. Высокое качество урожая (содержание сахара, крахмала и т. д.) может быть достигнуто в том случае, если в растении будет синтезироваться больше веществ, чем расходуется для интенсивных процессов роста; излишки ассимилятов будут источником повышения сахаристости, крахмалистости и т. п.

Коэффициент эффективности фотосинтеза сахарной свеклы по А. А. Ничипоровичу (1952, 1956), выражается следующей формулой:

$$К_ф = \frac{\text{вес образовавшегося продукта} \times 100}{\text{вес усвоенной } CO_2}.$$

При образовании моносахаров он будет равен 68, крахмала — 61, белков — 51, жиров — 36%.

В развернутом виде это уравнение имеет следующий вид:

$$У_{хоз} = \frac{E/Ф\,CO_2 \cdot Л \cdot К_{эф}/1,2 \cdot n}{100} \cdot \frac{К_{хоз}}{100}\ ц/г,$$

где $У_{хоз}$ — вес сухой массы хозяйственно ценной части урожая; $Ф\ CO_2$ — количество CO_2 (в $г/м^2$ в день), усваиваемое 1 $м^2$ листа в течение каждого дня, в течение n дней; $Л$ — площадь листьев на каждый день; E — суммарная величина — число дней фотосинтеза в течение вегетационного периода; $К_{хоз}$ — коэффициент хозяйст-

венной эффективности, показывает, сколько сухого вещества использовано на построение хозяйственно ценных органов (клубни, корни и т. п.). $К_{эф}$ — коэффициент эффективности фотосинтеза.

Подсчеты показывают, что только при площади листьев, равной примерно 30—35 тыс. *м*² на 1 *га,* создаются нормальные условия для фотосинтетической работы нижних листьев свеклы. При дальнейшем увеличении площади листьев средние и особенно нижние листья начинают расходовать (на рост и дыхание) очень много органических веществ и воды.

Исходя из идеальных условий, А. А. Ничипорович (1956) приводит примерные графики формирования листовой поверхности в различные периоды вегетации. В отношении водного режима оптимальные условия создаются только в том случае, если растения будут иметь ежедневно столько воды, сколько ее может быть испарено в соответствии с количеством поглощенной солнечной энергии. Последнее легко подсчитать, зная сумму падающей радиации и найдя по площади листьев сумму поглощенной радиации. Разделив последнюю величину на величину скрытой теплоты испарения, можно получить величину дневной транспирации (приблизительную, так как здесь не учитывается относительная влажность воздуха). Для облегчения расчетов составлены графики, по которым можно вычислить количество испаряемой воды в зависимости от величины площади листьев и общего количества падающей радиации.

Дальнейшие пути повышения урожаев сахарной свеклы заключаются в повышении интенсивности и продуктивности фотосинтеза и повышении коэффициентов эффективности фотосинтеза и хозяйственной части урожая.

А. А. Ничипорович, анализировавший темновую фазу фотосинтеза, в некоторых случаях принимал его интенсивность за 100 *мг* CO_2 на 1 *дм*² в час. Он не нашел теоретических пределов пропускной способности энзиматической фазы. Большую роль играет ускорение потребления образовавшихся ассимилятов; оно может быть осуществлено путем создания новых сортов с более сильным развитием запасающих и репродуктивных органов. Анализ световой фазы фотосинтеза показал, что здесь существуют еще большие возможности увеличения интенсивности фотосинтеза. Автор считает, что суточный прирост сухого вещества может составить 1200 *кг* на 1 *га* в сутки, а биологический урожай — 80 *т* сухого вещества за вегетационный период, что в отношении сахарной свеклы выразилось бы урожаем корнеплодов около 2500 *ц/га.* Причем эти цифры не являются верхним пределом продуктивности.

Таким образом, заботясь об обеспечении оптимального хода всех физиологических процессов и о наилучшем удовлетворении всех требований растения как единого целого, можно получить высокие урожаи. Еще более высокого уровня урожая можно добиться, создавая сорта сахарной свеклы с повышенной интенсивностью фотосинтеза и сильно развитыми запасающими органами для поливной культуры на высоком агротехническом фоне.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Р. А. Сб. «Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений». Л., Изд-во АН СССР, 1959. Арнон Д. И. V Междунар. биохим. конгр. Симп. VI. Механизм фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1961. Батюк В. П., Рыбалко Е. Ф. и Оканенко А. С. Научн. тр. ин-та физиол. раст., 1959, 16. Беликов П. С., Моторина М. В. ДАН СССР, **CXXIII**, I, 1958. Белоусов М. Физиология корневого питания сахарной свеклы. Изд. ВНИИСП, 1936. Бессем Д. А., Кальвин М. V Междунар. биохим. конгр. Симп. VI. Механизм фотосинтеза М., Изд-во АН СССР 1961. Бриллиант В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1949. Бузанов И. Ф., Маковецкий К. А., Устименко-Бакумовский А. В., Маковецкая В. А., Пилипченко А. С. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1959—1960 гг.». Киев, 1962. Виткевич В. И. Наука и жизнь, 1954, 4. Воскресенская Н. П. О значении калия для фотосинтеза. ДАН СССР, 1948, **LIX**, 2. Вотчал Е. Ф., Научн. зап. по сах. пром. ВНИС, **3—4**. Киев, 1938. Вотчал Е. Ф. и Кекух А. М. Дневн. Всес. съезда ботаников. Л., 1929. Вотчал Е. Ф., Толмачев И. М. Докл. на Всес. съезде ботаников. М., 1926. Годнев Т. Н. Фотосинтез. Минск. 1961. Головко Д. М., Свекл. полеводство, 1938, I. Граник С. V Междунар. биохим. конгр. Симп. VI. Механизм фотосинтеза, М., Изд-во АН СССР, 1961. Гродзинский Д. М. и Гродзинский А. М. До питания про вплив світла і асиміляціі вуглекислоты на надхождення поживних речовин у рослини. Укр. бот. журн., 1959, **XVII**. Данилова Т. А. ДАН СССР, 1950, **LXXII**, 4. Доман Н. Т. Исследование промежуточных продуктов фотосинтеза с помощью радиоактивных изотопов. Сб. «Физиология растений, агрохимия, почвоведение». М., Изд-во АН СССР, 1958. Дорохов Б. Л., Починок Х. Н. и Оканенко А. С. Научн. тр. Укр. ин-та физиол. раст., 1959. Елецкая Л. Е., Левандовская А. Т., Севастьянов С. П. и Оканенко А. С. Тр. ВНИС, **35**, Киев, 1957. Журбицкий З. И. Из результатов вегетационных опытов и лабораторных работ, 1928, **XIV**. Завгородный Ф. И. «Сб. памяти акад. В. Н. Любименко», Киев, Изд-во АН УССР, 1933. Заленский О. В. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV, 1955, **10**; Бот. журн., 1957, **42**, 11. Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного изотопа O^{14} для изучения фотосинтеза. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955. Иванов Л. А. Сб. работ по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева, М.— Л., Изд-во АН СССР, 1941. Игнатова Н. Я. Изменение некоторых физиолого-биохимических свойств сахарной свеклы при квадратно-гнездовом возделывании в условиях орошения Казахстана. Автореф. дисс. Алма-Ата, 1961. Иконенко Г. К. Физиол. раст., 1959, **6**, 1. Калитин Н. Н. Журн. Русск. бот. о-ва, 1931, I. Кальвин М. Сб. «Современные проблемы биохимии». М., ИЛ, 1957. Катунский В. М. Юбилейн. сб. памяти В. Л. Комарова М.— Л., Изд-во АН СССР, 1959. Кекух А. М. Тр. Всесоюзн. съезд по селекции, генетике и растениеводству. **III**., Л., 1929. Бот. ж. АН УССР **I**, 3, 1940. Клешнин А. Ф. Растение и свет. Теория и практика светокультуры растений. М., Изд-во АН СССР, 1954. Ковалев П. Соц. растениеводство, 1934, II. Кок Б. V Междунар. биохим. конгр. Симп. VI. Механизм фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1961. Кокин А. Я. Тр. Укр. ин-та прикл. бот., **I**. Харьков, 1930. Кокина С. И. Тр. Укр. ин-та прикл. бот. **I**. Харьков, 1930. Колкунов В. В. Научн. агрон. журн., 1926, 9. Колосов И. И. ДАН СССР, 1944, **XLII**, I. Константинов Н. М. Влияние углекислоты на рост и развитие растений. Сельхозгиз, 1950. Костычев С. П. Физиология растений, **II**. Ленсельхозгиз, 1934. Костычев С. П., Берг Р. А. Исследования над суточным ходом фотосинтеза на черноморском побережье. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1930. Костычев С. П. и Кардо-Сысоева. Изв. АН СССР, отд. физмат. наук. сер. VII, 1930, 6. Красновский А. А. V Междунар. биохим. конгр. Симп. VI. Механизм фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1961. Курсанов А. Л. Сб. «XX Тимирязевское чтение». М., Изд-во АН СССР, 1960. Курсанов А. и Казакова М. Тр. ЦИНС, 1933, 12. Курсанов А., Благовещенский В. и Казакова М. Бюлл. МОИП, 1933, **42**, 2. Курсанов А. Выскребенцева Э., Свешников И., Красавина М. ДАН СССР, **162**,

1, 1965. Курсанов А. Л., Крюкова Н. К. и Вартапетян Б. Б. ДАН СССР, 1952, **LXXXV**. 4. Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. и Выскребенцева В. И. Биохимия, 1953, **18**, 5. Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. и Пушкарева М. И. ДАН СССР, 1953, **LXXXV**, 4. Курсанов А., Кузин А. и Мамуль. ДАН СССР, 1951, **LXXIX**, 4. Курсанов А. и Угрюмов В. Бюлл. МОИП, 1934, **43**. I. Любарская Л. С. ДАН СССР, 1950, **LXXII**, 3. Любарская Л. С. и Макаров Б. Н. ДАН СССР, 1950, **LXXI**, I. Любименко В. Н. Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия фотосинтеза. СПб., 1910. Изв. Ин-та им. Лесгафта. 1921, **IV**; Сов. бот., 1933, 6; Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.— Л., Сельхозгиз, 1938. Маргацкий Е. Е. Сб. «Внекорневая подкормка». М., Сельхозгиз, 1955. Маринчик А. Ф. Тр. ВНИС, **35**. Киев, 1957. Маринчик А. Ф., Оканенко А. С. Тр. ВНИС, **35**, Киев, 1957. Мацков Ф. Ф. Тр. Укр. ин-та прикл. бот., **I**. Харьков, 1930. Подкормка растений через листья. Киев, 1952. Мацков Ф. Ф., Подражанская Б. С. ДАН СССР, 1950, **LXXII**, 2. Митрофанов Б. А., Оканенко А. С. Сб. «Гиббереллины и их действия на растение». М., Изд-во АН СССР, 1963. Моиз А. Физиол. раст., 1959, **6**, 3. Моиз А. V Междунар. биохим. конгр. Симп. VI. Механизм фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1961. Мошков Б. С. Выращивание растений на искусственном освещении. М.— Л., Сельхозгиз, 1953. Незговорова Л. А. Физиол. раст. 1956, **3**, 6. Ничипорович А. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1952, **4**; Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1956; Сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959; Сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959а. Новиков. Почвоведение, 1947, I. Овсянников В. Б. Рациональное использование света растениями как прием повышения урожайности. Автореф. канд. дисс. Харьков, 1962. Оканенко А. С. Зап. Київськ. с.-г. ин-ту, 1926, I; Тр. Научн. ин-та селекции, **II**. Киев, 1928; Журн. Ин-та бот. АН УССР, 1938, 26; Сб. «Биохимия плодов и овощей», **2**. М., Изд-во АН СССР, 1951; Фотосинтез и урожай. Киев, Изд-во АН УССР, 1954. Оканенко А. С. и Батюк В. П. Наукові праці ін-ту фізіол. рослин. Фізіологічне обгрунтования нових методів підвищенна продуктивності рослин. Київ, 1960. Оканенко А. С., Берштейн Б. И., Пшеничная А. К. Сб. «Фотосинтез и пигменты как факторы урожая». Киев, 1965. Оканенко А. С., Гродзинский Д. М. и Батюк В. П. ДАН СССР, 1960, **CXXXI**, I. Оканенко А. С. и Островская Л. К. Сб. «Ин-та физиол. раст. и агрохимии АН УССР», 1958, 6. Оканенко А. С. и Починок Х. Н. Научн. тр. Укр. ин-та физиол. раст., 1959, **16**. Наукові праці Укр. н.-д. ін-ту фізіол. рослин, 1959а, 18. Оканенко А. С., Толмачев И. М. и Кекух А. М. Тр. Научн. ин-та селекции, 1928. **II**. Орловский Н. И. Научн. зап. по сах. пром. ВНИС, 1932, **XXI—XXII**. Орловский Н., Попович Б. и Колоша И. Селекційний вісник, 1930, 6. Петрашевская Л. Ф. Журн. Русск. бот. о-ва, 1925, **10**. Починок Х. Н. Сб. «Фотосинтез и продуктивность растений». Киев, 1965; Научн. тр. Укр. ин-та физиол. раст., 1959, **XVI**. Починок Х. Н., Оканенко А. С. Сб. «Фізіол. основи підвищенна продуктивності рослин». Київ, 1959; Доповіді Укр. акад. с.-г. наук, 1959а, 6. Рабинович Е. V Междунар. биохим. конгр. Симп. VI. Механизм фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1961. Рабинович Е. Фотосинтез, ч. I, II, III. М., ИЛ, 1951—1959. Рихтер А. А., Сухоруков К. П., Остапенко Л. А. ДАН СССР, 1945, **XLVI**, 7. Рихтер А. А., Васильева Н. Г. ДАН СССР, 1941, **XXX**, 7. Рубин. Б. А. и Панасенко Н. П. Изв. АН СССР, сер. биол., 1956, I. Рубин Б. А. Физиология растений, М., «Высшая школа», 1961. Сапожникова С. А. Микроклимат и местный климат. Л., Гидрометеоиздат, 1950. Селиберг Г. и Кроткина М. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, 1924, 8. Сербин С. С. Особенности физиологических и биохимических процессов у растений сахарной свеклы в зависимости от интенсивности их роста. Канд. дисс. Киев, 1952. Табенцкий А. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1947, 5; Научн. зап. Белоцерковск. с.-х. ин-та, 1952, **III**, I. Тимирязев К. А. Об усвоении света растением. СПб., 1875. Торн Н. В. сб.; «Внекорневое питание растений». М., ИЛ, 1956. Устенко Г. П. ДАН СССР, 1941, **XXXII**, 9. Холодный Н. Г. и Горбовский А. Г. Журн. ін-ту бот. АН УРСР, 1939, 21—22. Чесноков В. и Базырина Е. ДАН СССР, 1930, **I**. Чесноков В. и Базырина Е. Тр. Петергофск. биол. ин-та,

1935, **15**, Чесноков В., Гречихина О. и Ермолаева Е. Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1932, **XI**, 3—4. Чесноков В. А. и Степанова А. М. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, 1955, **48**, сер. биол., 39. Шеревеpя Н. И. О взаимосвязи минерального питания растений через листья и корни. Автореф. канд. дисс. Харьков, 1958. Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950. Штроммер Ф. Вестн. сах. пром., 1908, 44, 50; Вестн. сах. пром., 1909, II. Щеглова О. А. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. **IV**, Эксперим. ботаника, 1940, 4. Щербаков А. П. и Туева О. Ф. Агробиология, 1947, 4. Ярошевский П. Е. Селекц. вісн., 1925, 2. Drachovská M., Sandera K. Fysiologie cukrovky. Praha, 1959. Gaastra P. Mededelingen von de Landbouwhogeschool Nederland, 1958, **38**, 4. Gabrielsen E. K. Nature, 1948, 161. Hill R. a. Whitdingham C. P. Photosynthesis. L. N. Y., 1958 Jürgen D., Rüch. Ztschr. fur Pflanzenernährung Düng. Bodenkunde, 1935, **71**, 42. Kostytschew S. Planta, 1931, **14**, 3/4, 1931 Kursanow A. L. Planta, 1933, **20**, 3. Latzko E. Agrochimica, 1959, **III**, 2. Lesch W. Ztschr. für Planzenernährung Düng. Bodenkunde, 1948, **42**, 7. Lundegardh. Biochem. Ztschr. 1924, **154**, 3—6. Lundegårdh H. Flora, 1927, **XXI**, Mercer F. Rew. of Plant Physiol., 1960, **II.** Mortimer D. C. Naturwiss., 1958, 45. Mortimer D. C. Can. J. Bot., 1960, **38**, 4. Rabinowitch E. Plant Physiol., 1959, **34**, 3. Rouboux J. La sucrerie Belge, 1941, 19—24; La sucrerie Belge, 1947, 13—14. Shafer J. Plant Physiol. **13**, 1, 1938. Strakosch S. Osterreich. Ungar. Ztschr. für Zuckerind. und Landwirtsch., 1906, **XXXV.** Ströhmer F., Briem N. u. Fallada O. Osterreich. Ungar. Ztschr. für Zuckerind. und Landwirtsch., 1911, **XL.** Thomas M. a. Hill G. Photosynthesis Unter Field Conditions. Photosynthesis in Plant the Jowastate College Press, 1959.

ОБРАЗОВАНИЕ, ПЕРЕДВИЖЕНИЕ И НАКОПЛЕНИЕ САХАРОВ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ВОПРОСА

Начиная со второй половины прошлого столетия и до настоящего времени изучается вопрос о том, какие углеводы возникают первыми в акте фотосинтеза и каковы дальнейшие пути их превращения в растении и отложения в запас. После того как взгляды Сакса, де Фриза и Корренвиндера об образовании крахмала в качестве первого продукта фотосинтеза были поколеблены опытами Бема, показавшими возможность синтеза крахмала хлоропластами в темноте, мысль исследователей в поисках первичных продуктов переключилась на сахара.

Постепенно накоплялись и факты. Так, Дройзен обнаружил глюкозу в паренхиме листа возле жилок, Корренвиндер нашел ее в жилках и листовой пластинке, Зюстман обнаружил в соке клеток листовой пластинки сахарозу и глюкозу.

Ряд исследователей, изучавших значение величины листовой поверхности путем ее частичного удаления, высказали мысль, что первым углеводом надо считать сахарозу. Пожалуй, впервые экспериментально обосновал этот взгляд Жирар (Girard, цит. по Рубину, Фениксовой и Земскому, 1930; Colin, 1915), который установил, что: 1) листья свеклы содержат сахарозу и редуцирующие сахара, 2) сахароза накопляется на свету как в срезанных листьях, так и находящихся на растениях, 3) в темноте количество сахарозы уменьшается, а на свету увеличивается. Эти факты привели Жирара к заключению, что сахароза в листья попадает не из корня, а является продуктом фотосинтеза.

Позднее Броун и Морис (цит. по Крашенинникову, 1937) пришли к заключению, что первым углеводом может быть как крахмал, так и сахароза. Баер, выдвинувший гипотезу об образовании формальдегида при фотосинтезе, отмечал, что сахара, впервые возникшие, могут быть связаны с клеточным содержимым и могут отщепляться в зависимости от обстоятельств в виде сахара, крахмала и глюкозида (цит. по Левшину, 1935). Стракош (Strakosch, 1906, 1907) и С. Ц. Ритель (1916), используя микрохимический метод,

показали, что в пластинке листа находится только глюкоза, в жилках рядом с глюкозой появляется ленулеза, а позднее сахароза; образование крахмала начинается только при некотором накоплении сахаров в мезофилле. Руланд (Ruland, 1912) также пришел к заключению, что первым сахаром является гексоза. По Диксону и Мезону (Dixon, Mason, 1916), сахароза находится в вакуолях, инвертаза в протоплазме, а гексозы в хлоропластах клетки и окружающей их протоплазме. Поэтому гексозы естественно являются первыми сахарами. Колен (Colen, 1917, 1920—1921) склонялся к мысли, что сахароза образуется непосредственно на свету, хотя повторенные им опыты А. Майера с питанием обессахаренных в темноте листьев глюкозой и инвертным сахаром показали, что в листьях сахароза образуется и в темноте.

Девис, Деш и Сауер (цит. по Colin, 1917) обнаружили в листьях кормовой свеклы Мангольд следующую картину: 1) крахмал в листьях содержится только в самые начальные периоды роста, 2) мальтоза отсутствует в листьях и черешках, 3) в первые периоды роста, когда лист усиленно растет, сахарозы в нем содержится больше, чем гексоз, а в последние периоды — наоборот. Авторы склоняются к мысли, что только сахароза может быть первичным сахаром мезофилла. При этом они исходят из отсутствия в листе маннозы, которая наблюдалась бы здесь, если бы первым сахаром была глюкоза, так как, по представлениям Нефа, глюкоза, фруктоза и манноза имеют общую энольную форму, через которую и осуществляются их взаимные переходы. Источником увеличения содержания сахарозы они считали гуминообразные вещества.

Бартон, Райт и Пратт (Barton, Wright, Pratt, 1930) подвергли критике методы работы сторонников «примата сахарозы». Оказалось, что алкогольный способ фиксации является источником ошибок, так как при этом появляются муравьиный и уксусный альдегиды, редуцирующие фелингову жидкость. Аргументация Девиса, которая привела к признанию сахарозы первым сахаром, оказалась неосновательной, так как были показаны другие возможности перехода глюкозы во фруктозу. На основании результатов собственных экспериментов авторы считают первым сахаром глюкозу.

Виверс (цит. по Любименко, 1935), исследовавший пестролистные растения, постоянно находил в зеленых участках листьев гексозу и сахарозу, а в бесцветных — только сахарозу; при длительном затемнении, когда запас сахаров был весь израсходован в процессе дыхания, с выставлением на свет сначала появлялась глюкоза, а затем сахароза и крахмал. Это привело к мысли, что первым продуктом фотосинтеза является глюкоза.

Руланд (1912), критикуя Стракоша (1906, 1907), подвергает сомнению микрохимический метод Зенфта и Графе. Действительно, в практике работы ВНИС этот метод оказался мало чувствительным и обнаружил ряд существенных дефектов. Нельзя руководствоваться и соотношением между сахарозой и восстанавливающими сахарами, как это делают некоторые сторонники «примата са-

харозы». Ведь с началом освещения различные клетки паренхимы попадают в различные условия: в то время как в одних клетках накапливается больше углеводов и может идти образование полисахаридов, в других — условия для накопления первичных углеводов будут иными. Также приходится быть осторожным и в отношении опытов, в которых наблюдается непосредственный прирост сахарозы на свету. Так, Парис и Саран (Paris, Saran, 1934) при кратковременной экспозиции после длительного голодания (7,5 *мин*) обнаружили в альбиносных листьях увеличение содержания гексоз, которое происходит, по их мнению, вследствие гликолиза сложных полисахаридов.

А. М. Левшин (1935) первым продуктом фотосинтеза признает само вещество хлоропласта. По его мнению, ассимиляты образуются не путем свободного сочетания молекул, притекающих извне, а путем взаимодействия с веществом хлоропласта, непрерывно изменяющимся и воссоздающимся в процессе фотосинтеза, и последующего отщепления или превращения в ассимиляты самого хлоропласта. Углеводы, белки и фосфатиды являются, таким образом, производными веществами хлоропласта.

Смит наблюдал у подсолнечника образование сахарозы немедленно после начала освещения; моносахара образуются позже и содержание их нарастает со временем (цит. по Рубину, Фениксовой и Земскому, 1930). Однако он приходит к заключению, что первичным продуктом фотосинтеза является общий предшественник крахмала и сахарозы, а моносахара возникают как вторичные продукты в результате гидролиза сахарозы.

Особую позицию заняли А. Р. Кизель и В. Л. Кретович (1934). Они полагают, что первым углеводом, образующимся в листьях, является фруктоза, а именно — фруктофураноза, поскольку в листовых пластинках содержится больше фруктозы, чем глюкозы, а из формальдегида проще образуется фруктоза, чем глюкоза.

Из исследований И. М. Толмачева известно, что ближайшие предшественники сахаров — соединения с большей теплотой горения, чем углеводы, которые только после присоединения воды превращаются в сахара. С этим согласуются и результаты одновременно произведенных исследований Таусона, согласно которым предсахара представляют собой соединения более восстановленные, чем углеводы.

Кальвин и Бензон (Кальвин, 1957), используя меченую углекислоту, наблюдали при фотосинтезе, продолжавшемся всего 90 *сек*, появление изотопа углерода в глюкозо-1-фосфате и в сахарозе. Свободные глюкоза и фруктоза появлялись позже. На основании этого первым свободным сахаром, возникающим в листьях, авторы считают сахарозу.

Е. Рабинович (1951), анализировавший результаты многочисленных исследований, пишет: «Первичное образование дисахарида кажется а priori невероятным» (стр. 49), а исследователи, защищающие это представление, забывают, что в листьях, богатых угле-

водными ферментами, первичные продукты могут с большей быстротой претерпевать изомеризацию и поляризацию.

Большинство современных исследователей пришли к заключению, что первым сахаром в листе является все же сахароза. Кроме сахарозы в листьях растений часто встречаются гексозы, глюкоза и фруктоза. Эти сахара благодаря наличию ферментов и образованию гексозофосфорных соединений переходят в растениях друг в друга.

Гексозы могут существовать в листьях как в виде активных лабильных форм — карбонильной (оксоформы), гидратной, энольной и фуранозной, так и в виде более устойчивых форм (α- и β-пиранозы), которые и составляют главную массу сахаров. Для глюкозы, например, возможны следующие переходы (по Кузину, 1939):

```
       H    H    H OH
       |    |    |  |
   H—C — C — C—C—C= C—H     энольная форма
       |    |    |  |   |
      OH   OH   OH  H  OH  OH
```

α-пираноза

```
   H    H   H OH   H      H
   |    |   |  |   |     /
H—C—C—C—C—C—C
   |    |  /   |   |    |\
  OH   |OH   H OH      | OH
        |________O______|
```

β-пираноза

```
   H    H   H OH   H      OH
   |    |   |  |   |     /
H—C—C—C—C—C—C
   |    |   |  |   |    |\
  OH   |OH   H OH      |  H
        |________O______|
```

```
   H    H   H OH   H OH
   |    |   |  |   |  |
H—C—C—C—C—C—C—H     гидратная форма
   |    |   |  |   |  |
  OH OH OH  H OH OH
```

```
   H    H   H OH   H      O
   |    |   |  |   |     /
H—C—C—C—C—C—C—H     карбонильная форма
   |    |   |  |   |
  OH OH OH  H OH
```

α-фураноза

```
   H    H   H OH   H      H
   |    |   |  |   |     /
H—C—C—C—C—C—C
   |    |   |  |   |    |\
  OH OH  |  H OH      | OH
          |_____O_____|
```

β-фураноза

```
   H    H   H OH   H      OH
   |    |   |  |   |     /
H—C—C—C—C—C—C
   |    |   |  |   |    |\
  OH OH  |  H OH      |  H
          |_____O_____|
```

Поскольку энольная форма является общей для глюкозы и фруктозы, постольку взаимные переходы этих веществ облегчаются. Фруктоза тоже встречается в листе в виде стойкой неактивной формы или в небольшом количестве в виде свободной активной фруктозы: между ними существует определенное равновесие. Гораздо большее количество фруктозы находится в связанном с глюкозой виде (стойкая неактивная форма) в форме сахарозы. Сочетание двух глюкоз встречается в форме мальтозы, а сочетание большого количества молекул глюкозы — в крахмалах, клетчатках, гемицеллюлозах, декстринах и пентозах.

Окончательное заключение затянувшейся дискуссии о природе первого сахара, образующегося в акте фотосинтеза, будет удобнее привести после изложения фактического материала по ферментативному синтезу сахарозы.

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕВОДОВ В РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИИ

Семя. Покоящееся семя сахарной свеклы содержит в основном крахмал (табл. 66). Прочие углеводы находятся в незначительном количестве, а сахароза — в количестве около 1% (Оканенко, 1936). Кроме того, в качестве запасных веществ в семени имеется около 30% жира. Крахмал находится в перисперме («белке»), а прочие вещества — белки и жиры — в самом зародыше.

Таблица 66

Содержание углеводов в свекловичных семенах

Сорт	Содержание в % от сырого веса					
	крахмала	продуктов гидролиза крахмала	гемицеллюлозы	редуцирующих сахаров	сахарозы	воды
Кальник	28,1	0,57	0,44	0,22	1,20	9,9
Харьков	30,1	0,63	0,72	0,45	1,00	10,5
Арним	27,9	1,34	1,10	0,50	1,11	10,2

При прорастании семян, по данным де Фриза (de Vries, 1879), прежде всего вытягивается корешок. В его растущих клетках сразу появляется глюкоза, возникающая, по-видимому, из жирных масел, содержание которых уменьшается. Меристематический кончик, как все растущие части, не содержит ни масел, ни сахаров, а лишь белок. В корневом чехлике появляется крахмал. Он находится в чехлике в течение всего периода прорастания. Крахмал появляется и в крахмалоносном влагалище центрального сосудистого пучка развивающейся части корешка. При дальнейшем развитии корешка и части гипокотиля в их тканях увеличивается содержание глюкозы, растущие клетки заполняются ею сплошь. Крахмалоносное влагалище заполняется крахмалом. Крахмал также наблюдается и в кон-

чике корня над конусом нарастания, в зоне медленно растущих, но уже не делящихся клеток. В клетках, образующихся из конуса нарастания, все время откладывается новый крахмал; в более старых клетках он исчезает при одновременном возрастании содержания целлюлозы в клеточных оболочках. Жир в корешке и в нижней части гипокотиля исчезает. Затем в семядолях и в верхней части гипокотиля появляется крахмал, которого раньше здесь не было. Внутренняя семядоля обычно бывает богаче крахмалом, чем внешняя. Кроме крахмала в семядолях содержится значительное количество белка и масла. Количество крахмала в семени постепенно уменьшается. В дальнейшем жир начинает исчезать в нижней части подсемядольного колена, где остается только декстроза.

В конце первой стадии роста за счет семени наблюдается следующая картина распределения веществ: паренхима семядолей наполнена крахмалом и содержит небольшое количество жира; верхняя согнутая часть гипокотиля также содержит эти вещества, но чем старше клетки, тем меньше этих веществ; в нижней части гипокотиля их уже нет; корень содержит во всей коровой паренхиме декстрозу и не имеет ни крахмала, ни масел; крахмал найден только в крахмалоносном влагалище.

Во второй период прорастания, когда проросток уже начал жить самостоятельно, картина существенно изменяется. Исчезает крахмал из семядолей; в незначительном количестве он встречается только в черешках в крахмалоносном влагалище. В верхней части гипокотиля, у места прикрепления семядолей, содержится небольшое количество декстрозы. Корень пуст, чехлик наполнен крахмалом.

Де Фриз использовал микрохимические методы, которыми сахароза не обнаруживается. Поэтому момент появления сахарозы де Фриз не определил. По некоторым данным, появление сахарозы связано с моментом линьки корня. Однако по материалам ВНИС (Оканенко, 1936) сахароза обнаруживается еще перед линькой.

Листья. Характерной особенностью растительного организма является последовательное появление и отмирание в течение жизни растения отдельных его органов — листьев, осуществляющих синтез углеводов.

В предыдущей главе было указано, что последовательно появляющиеся листья свеклы характеризуются различным химическим составом и различными свойствами. Такие листья, имея одинаковый «собственный» возраст, будут иметь разный «общий» возраст, поскольку каждый последующий лист вырастает на растении, существовавшем различное время до его появления. Биохимическая интерпретация этого явления заключается в том, что последовательно появляющиеся листья возникают на различной «биохимической основе»: пластические вещества, из которых они строятся, содержатся в большей концентрации, отличаются качеством и оводненностью вследствие того, что в каждый последующий период органы и ткани, из которых идет ток веществ, будут иными. Это приводит

к тому, что на одном и том же растении формируются ксерофитные и не ксерофитные листья. Отток сахаров с возрастом затрудняется и общий уровень содержания сахаров подымается (табл. 67).

Таблица 67

Содержание сахаров в одновозрастных 15-дневных листьях свеклы разного срока появления (по Белоусову, 1936)

Части листа	Форма сахаров	Порядковый номер листа					
		8	12	16	20	24	28
Пластинка листа	Сумма сахаров (в % на сухое вещество)	3,23	4,58	5,0	4,24	5,13	4,52
	Дисахара (в % от суммы)	11,80	12,90	27,8	33,60	32,60	44,80
Черешок	Сумма сахаров (в % на сухое вещество)	19,80	21,80	27,4	23,70	26,60	21,90
	Дисахара (в % от суммы)	14,80	0,90	8,8	7,90	9,10	11,50

В каждом последующем листе изменяется не только сумма сахаров, но и увеличивается содержание дисахаров (по Любарской, 1949).

Биохимическое обоснование разнокачественности последовательно появляющихся листьев хорошо подтверждают опыты Тирлемонской лаборатории, в которых растения вегетировали в постоянных условиях. Несмотря на это, последовательно появляющиеся листья характеризовались в общем теми же особенностями в накоплении сухого вещества, сахаров и т. д. и относительными размерами листьев и черешков, как и в обычных изменяющихся условиях внешней среды.

Однако это только одна сторона вопроса. Другая сторона заключается в том, что организм растения на протяжении вегетационного периода вынужден существовать в различных условиях внешней среды: прохладных и влажных — весной, сухих и жарких — летом и прохладных при различной влажности — осенью. Для того чтобы нормально расти и развиваться, организм должен изменяться, приспосабливаясь к определенному ритму изменений условий существования. В смене габитуса и анатомических и физиологических свойств последовательно появляющихся листьев играет роль приспособление растения к этим условиям. Неоднородность таких листьев вызывается, следовательно, биологической приспособленностью организма к закономерной смене внешних условий (Рубин, Гулидова, 1951). Обычная дневная амплитуда изменчивости обмена веществ, активности ферментов и т. д. обеспечивает нормальные функции в течение суток. При более резких изменениях внешних условий необходима существенная перестройка обмена веществ и ферментативной системы. Это реализуется при последовательной смене листьев (табл. 68).

Таблица 68

Интенсивность распада и синтеза сахарозы в пластинках листьев свеклы (метод вакуум-инфильтрации) (по Рубину и Гулидовой, 1951)

Ярус	№ листа	Возраст в днях	Интенсивность распада и синтеза сахарозы в *мг* глюкозы на 10 *г* свежего веса в 1 *ч*	
			распад	синтез
Нижний	7-й—8-й	20	12,0	7,9
		40	4,4	11,5
		60	1,9	8,2
Средний	15-й—16-й	20	23,7	13,6
		40	14,8	8,9
		60	5,5	7,5

Таким образом, в молодых, 20-дневных листьях нижнего яруса распад и синтез сахарозы идут почти в два раза слабее, чем в аналогичных листьях среднего яруса. В более позднем возрасте распад сахарозы идет медленнее, а синтез — быстрее. У молодых листьев первого десятка наблюдалось снижение синтеза сахарозы в дневные часы. В листьях второго десятка, того же календарного возраста, наоборот, более интенсивный синтез сахарозы происходил днем.

Изменения температуры неодинаково отражаются на интенсивности синтеза сахарозы в листьях обеих групп. Наибольшая величина отношения синтез : распад у листьев второго десятка (сорт сахаристый 3020) наблюдается при 40°С, а у листьев первого десятка — при 10°С. Диапазон температурного оптимума гидролиза сахарозы у молодых листьев значительно больше, чем у старых. Интенсивность синтеза сахарозы с возрастом листьев изменяется меньше, чем интенсивность гидролиза. Интенсивность дыхания увеличивается от первого десятка ко второму и третьему; при этом со временем интенсивность дыхания у первого десятка уменьшается, а у более поздних листьев, наоборот, нарастает.

Содержание сухого вещества с возрастом уменьшается как в листьях первого, так и в листьях второго десятка, хотя содержание сахара, как будет видно ниже, у листьев первого десятка уменьшается, а у листьев второго десятка увеличивается. Понижение содержания сухого вещества со старением в последнем случае происходит за счет разрушения белка протоплазмы и других процессов.

Запас воды в пластинках нижнего десятка несколько больше, чем в листьях второго десятка. Со старением содержание воды в листьях обоих возрастов изменяется неодинаково. Анализ опытов ряда исследователей позволяет считать, что старение не всегда сопровождается уменьшением степени оводненности ткани. Со ста-

рением уменьшается только количество связанной воды, а количество свободной воды может увеличиваться.

Содержание сахаров в течение суток на протяжении вегетации у листьев первого и второго десятков существенно различается. Общее содержание сахаров в пластинках и черешках листьев второго десятка значительно выше, чем у листьев первого десятка. Колебания в содержании сахаров в течение дня у молодых листьев первого десятка более глубоки, чем у листьев второго десятка: у первых количество их к полудню увеличивается в 13,5 раза, а у вторых — в 1,8 раза. Однако с возрастом у обеих групп листьев содержание сахаров к полудню увеличивалось не больше, чем в 2,0—2,5 раза.

Все приведенные здесь данные свидетельствуют о глубоких различиях в составе и свойствах различных листьев. Правильная точка зрения на разнокачественность сменяющихся листьев будет заключаться в объединении обеих сторон этого вопроса. Смена листьев вызывается не только резким изменением внешних условий, но и наступающим несоответствием обмена веществ в рановозникшем листе и изменившимся обменом веществ всего растения, перешедшего в другую возрастную фазу[1].

Анализ данных по возрастной физиологии позволяет считать, что со старением тканей меняются их физиологические свойства, слабеет дыхание, изменяются окислительно-восстановительный режим и фильтрующая способность тканей, а в связи с этим и количество различных форм связанной и свободной воды, изменяется энергия активации ферментного действия и в конечном итоге изменяются потенциальные возможности течения некоторых реакций. С другой стороны, как увидим ниже, здесь имеет значение и способность корня к утилизации накопленных сахаров; с возрастом она также будет изменяться. На этот фон накладываются особенности изменения метеорологических факторов (температура, влажность и т. д.), питания растений и их состояния и т. п. Таким образом, то или иное количество сахаров в листьях обусловлено влиянием весьма сложного комплекса различных факторов.

Локализация сахаров в различных частях разных листьев и в черешках и жилках неодинакова. В табл. 69 приведены наши данные о распределении сахаров в конце сентября во взрослых листьях свеклы, выросшей на Первомайской селекционной станции (Северный Кавказ).

В самой старой ткани листа — верхушке — сахаров было больше, чем в других местах, в самой молодой растущей части — у основания — сахаров было меньше всего. Сахароза повсюду составляла около 30% от суммы сахаров. Локализация моносахаров, и в частности фруктозы, повторяет картину распределения суммы сахаров. В жилках второго порядка содержание суммы сахаров в

[1] В то же время резкая смена условий внешней среды, например при выращивании свеклы в районе озера Иссык-Куль или на севере (при прохладных ночах), значительно увеличивает долговечность листьев первого десятка.

Таблица 69

Содержание сахаров в различных местах пластинки и черешка взрослого листа (из среднего яруса, утром)

Части листа	Содержание сахаров в % от сырого веса			
	сумма сахаров	сахароза	моносахара	фруктоза
Верхушка	1,19	0,39	0,80	0,51
Средняя часть:				
участки, прилегающие к главной жилке	0,98	0,34	0,64	0,36
участки у краев листа	0,68	0,22	0,46	0,23
Основание листа:				
участки у жилки	0,64	0,21	0,43	0,25
участки у краев	0,68	0,22	0,46	0,23
Жилки второго порядка, отделяющие верхушку от средней части	1,45	0,69	0,76	—
Жилки второго порядка в средней части:				
верхние части	1,49	0,40	1,09	—
нижние части	1,07	0,28	0,79	—
Жилки второго порядка, отделяющие среднюю часть от основания:				
верхние части	1,07	0,48	0,59	—
нижние части	0,94	0,41	0,53	0,09
Черешки у листьев:				
паренхима	2,50	0,26	2,24	0,21
пучки	1,56	0,66	0,90	0,14
Черешки у головки:				
паренхима	2,36	0,20	2,16	0,36
пучки	1,56	0,53	1,03	0,06

верхних их частях было выше, чем в нижних частях, прилегающих к главной (средней) жилке. Следует отметить, что Ритель (1916) в свое время обнаружил постоянное нарастание содержания сахарозы и уменьшение количества восстанавливающих сахаров по направлению к середине листа, а в черешке — по направлению к головке. Фруктозы в жилках очень мало, меньше, чем в черешках. Сахароза в черешках распределена неравномерно. В запасающей паренхиме находится преимущественно глюкоза, а в пучках —смесь сахарозы и моносахаров. Фруктозы в черешках значительно меньше, чем в листьях, а в паренхиме черешков несколько больше, чем в пучках. В пучках черешков по направлению к головке количество фруктозы уменьшается почти до полного исчезновения. В молодых листьях сахара распределяются иначе (табл. 70).

У молодых листьев в утренние часы у основания сумма сахаров больше, а у верхушки — меньше. В жилках сахаров значительно

Таблица 70

Распределение сахаров в различных частях молодого листа (утро 25/IX)

Части листа	Содержание сахаров, % от сырого веса			
	сумма сахаров	сахароза	моносахара	фруктоза
Верхушка	0,71	0,19	0,52	0,36
Основание:				
участки, прилегающие к главной жилке	1,62	0,38	1,24	0,78
участки у краев листа	0,97	0,20	0,77	0,49
Жилки второго порядка, отделяющие от основания:				
верхнюю часть	—	—	0,96	0
нижнюю часть	—	—	2,32	0,17

больше в нижних частях, чем в верхних. По-видимому, такая картина свидетельствует об обратном токе сахаров из головки в листья. Фруктоза появляется только в листовой пластинке. По ходу путей передвижения ее нет. В паренхиме черешков находятся только восстанавливающие сахара, главным образом глюкоза, сахарозы там нет. В пучках преобладает сахароза; из восстанавливающих сахаров присутствует преимущественно глюкоза; фруктозы мало — меньше, чем в паренхиме.

Изменение содержания сахаров в растении в течение вегетации. Динамика сахаров в растении свеклы в связи с характером изменений листовой ткани для района Краснодара описана А. И. Смирновым и Г. С. Ерыгиным (Смирнов, 1932). Исследованы особенности ассимиляционной ткани: материальность или плотность ее (вес единицы поверхности), влагоемкость и количество воды, количество и соотношение различных форм сахаров и крахмала и приросты веса корня и содержания сахара. Листья для проб отбирали так, что вес молодых листьев предшествующего сбора примерно соответствовал весу взрослых листьев последующего сбора. Благодаря этому удалось учесть изменения, происшедшие с возрастом (табл. 71).

Со старением плотность листьев (вес единицы площади ткани) возрастает, особенно во вторую половину вегетации. Влагоемкость (водоудерживающая сила сухого вещества) у молодых листьев выше. Содержание моносахаров в первые фазы развития понижалось в связи с усиленным процессом роста и перемещением сахаров в корень. В последние фазы количество моносахаров в листьях увеличивается. В молодых листьях моносахаров всегда больше, по-видимому, за счет оттока их из старых листьев, активность инвертазы у молодых листьев всегда выше. Содержание сахарозы и мальтозы в старых листьях всегда больше, чем у молодых, однако после работ Франкота факт значительного содержания мальтозы тре-

Таблица 71

Динамика сахаров в листьях свеклы в различные периоды вегетации (по Смирнову, 1932)

Показатели	19/VI—8/VII	9/VII—28/VII*	29/VII—24/VIII*	25/VIII—1/X	2/X—20/X
Сырой вес 1000 *см*^{2} листовой поверхности, *г*	36,42—43,51**	28,44—47,02	33,48—50,66	33,98—56,20	37,46—55,5
Прирост, %	+19,47	+65,33	+51,33	+65,39	+48,15
Абсолютно сухой вес 1000 *см*^{2}, *г*	3,19—4,26	2,97—5,09	4,14—6,37	5,59—7,60	4,46—7,72
Прирост, %	+33,59	+68,01	+50,24	+35,95	+73,0
Влажность, %	91,2—90,2	89,6—89,2	87,3—86,6	83,6—86,5	88,1—86,1
Влагоемкость	60,2—59,7	66,7—60,3	67,9—55,8	63,9—59,1	61,7—60,2
Моносахара, *мг* на 1000 *см*^{2}	89,0—14,5	21,5—11,1	80,0—9,1	12,9—115,6	205,1—209,7
Изменение, %	—83,7	—48,8	—88,6	+796,1	+2,24
Сахароза, *мг* на 1000 *см*^{2}	36,7—37,8	16,0—75,1	19,6—84,1	50,9—62,4	54,1—172,9
Изменение, %	+1,63	+369,4	+329,1	+22,6	219,6
Мальтоза, *мг* на 1000 *см*^{2}	18,6—45,6	40,4—76,2	65,9—86,9	33,1—172,5	57,6—122,7
Изменение, %	+17,0	+35,8	+21	+139,4	+131
Крахмал, *мг* на 1000 *см*^{2}	14,6—7,3	10,6—00	6,00—0	10,3—2,3	8,6—0,8
Изменение, %	—50,0	—100	—100	—77,07	—90,7
Сумма углеводов, *мг* на 1000 *см*^{2}	158,9—104,7	88,5—162,4	171,5—180,1	107—352,8	325,4—506,1
Изменение, %	—34,1	+82,7	+5,0	+229,3	+55,3

* Периоды 9/VII—28/VII и 29/VII—24/VIII были засушливыми.
** Первые цифры в каждой графе—данные для молодых листьев, вторые—для соответствующих им старых листьев.

бует подтверждения. Даже большая сосущая сила верхних листьев не в состоянии выравнять содержание сахаров. Как видно из табл. 71, даже в засуху (9/VII—28/VII и 29/VII—24/VIII) наблюдается увеличение количества сахарозы.

Изменения, происходящие в корнях в отдельные периоды вегетации, характеризует табл. 72.

Таблица 72

Содержание сахаров в корнях в различные периоды вегетации (по Смирнову, 1932)

Дата	Сырой вес корня, *г*	Объем корня, *см*³	Прирост объема корня, %	Содержание в % от сырого веса	
				моносахаров	сахарозы
19/VI	2,0	1,95	—	0,49	2,40
19/VII	16,4	15,62	729,80	0,31	7,44
29/VII	119,2	114,42	596,40	0,56	12,08
22/VII	123,2	116,43	6,21	0,69	16,10
1/IX	290,0	272,80	142,90	0,65	17,30
20/X	292,0	275,10	0,85	0,65	15,80

Максимальный относительный прирост объема и веса корня происходит в первое время, в период построения корня, значительно уменьшается во время засухи и затухает в период созревания. Содержание моносахаров изменяется мало, а количество сахарозы быстро увеличивается даже в моменты засухи. С окончанием засухи рост свеклы вновь резко усиливается, но прирост содержания сахара понижается. Максимальное содержание сахарозы отмечено 1/X, после чего оно начало уменьшаться вследствие расхода на дыхание и другие превращения, протекающие без потери веса корня. В то время как потеря сухого вещества в последний период вегетации равнялась 2,61 *г*, потеря растворимых углеводов достигала 6,06 *г*. Таким образом, потеря 3,45 *г* обусловлена трансформацией в другие вещества без потери веса корня. В большинстве климатических районов такой потери сахара не наблюдается, а содержание его в корне к концу уборки растет.

Представляет интерес динамика накопления сахара в свекле на Первомайской опытно-селекционной станции (Северный Кавказ).

Характерной особенностью роста свеклы в этих условиях являются так называемые «критические периоды», сопровождающиеся отмиранием значительной части листьев вследствие засухи и сильного напряжения температуры и инсоляции в период от середины июля до августа. Свекла к началу этого периода накапливает 16—18% сахара. С развитием «критического периода» отмирает ботва, ослабевает ассимиляция, усиливается дыхание, останавливается рост корней и начинается расход сухого вещества и сахара. Коли-

чество последнего снижается до 11,5%, а количество растворимых сухих веществ падает значительно меньше. Разница, показывающая долю других растворимых сухих веществ, ничтожная перед началом «критического периода», резко возрастает к его концу. С началом осенних осадков рост корня усиливается, но содержание сахарозы очень мало возрастает и уже не достигает прежней высоты. Количество прочих растворимых сухих веществ хотя и снижается, но незначительно. В результате в таких условиях роста получается свекла с низкой сахаристостью и с высоким содержанием несахаристых веществ. Повышения сахаристости здесь можно добиться путем сохранения влаги и путем создания засухоустойчивых сортов.

В 1927 г. в условиях бывшей Центральной черноземной области Б. А. Рубин и Р. В. Фениксова (1929) в различное время вегетации наблюдали динамику сахаров в свекле сорта Уладовка-стандарт. Оказалось, что в пластинке, жилках и черешках в ходе вегетации наиболее резко возрастает содержание моносахаров, менее интенсивно увеличивается количество сахарозы. Увеличение содержания сахаров находится в связи с усиленным перемещением сахаров в корень. В корне содержание сахарозы непрерывно растет (табл. 73).

Мало изменяется в листьях содержание полисахаридов. В условиях Киева (Оканенко, 1936) количество полисахаридов в листьях, как и сахаров, постепенно растет, достигая максимума в октябре и ноябре (до 2,5% на сырой вес). Подобную же картину в листьях свеклы осенью обнаружил Колен (Colin, 1936).

Изменение содержания углеводов в течение суток в разное время вегетации. Суточная динамика углеводов в листьях определяется, с одной стороны, интенсивностью фотосинтеза, а с другой — величиной расхода углеводов на процессы роста, дыхания и откладывания в запас.

Результаты опыта, проведенного в г. Канте (табл. 74), характеризуют содержание сахаров, оставшихся в верхних, средних и нижних листьях после ночного оттока, и величину накопления сахаров в результате фотосинтеза. Опыты проведены 16/VII и 28/VIII.

Листья, начиная от верхних (длина 10—12 *см*) и до последних нижних, оставшихся после прохождения рыхлящих орудий, срезали утром около 7—8 *ч*. От листьев отрезали половину вдоль главной жилки и определяли сахар. Вторую половину с черешком ставили в колодезную воду и в 10 *ч* утра выставляли на свет. С утра было облачно. В 13 *ч* облака прошли, и листья перенесли в тень от дома. Погода стояла жаркая, в полдень температура воздуха достигла 24,6°С. В 16 *ч* опыт был закончен.

Утром максимум содержания сахаров обнаружен в верхних молодых, еще растущих листьях. В этих листьях динамика сахаров очень сложна: сахара образуются в результате интенсивного фотосинтеза, и некоторое их количество поступает из нижних листьев. Правда, и расход сахаров на процессы роста и дыхания в молодых листьях повышен. Поэтому соотношение восстанавливающих саха-

Изменение сахаристости отдельных органов са
(по Рубину и Феник

Время взятия проб	Средний вес одного растения, г		Содержание сахаров					
			пластинка листа			центральная жилка листа		
	листья	корень	моносахара	дисахариды	полисахариды	моносахара	дисахариды	полисахариды
Начало июля	108	41	0,28	0,53	0,09	0,88	0,73	0,08
Август . . .	434	483	0,48	0,48	0,07	1,91	1,72	0,04
Середина сентября .	260	601	0,25	0,83	0,04	3,95	0,80	0,03

ров и сахарозы в верхних листьях также должно быть иное. В общем за время опыта верхние листья накопили мало сахаров.

Средние листья утром содержали среднее количество сахаров. За время опыта в дневные часы они накопили значительно больше сахаров. Но еще больше прибыль сахаров за время опыта у вполне зрелых листьев, хотя утром сахаров в них меньше. И, наконец, в самых нижних листьях сахаров было меньше, чем в других листь-

Таблица 74

Накопление сахаров в листьях свеклы различных ярусов
(по А. С. Оканенко)

Ярусы листьев	Количество сахаров в % на сырой вес						Прирост суммы сахаров		
	утром			после 16 ч					
	сумма сахаров	восстанавливающие сахара	сахароза	сумма сахаров	восстанавливающие сахара	сахароза	в % на сырой вес	в % от утреннего количества	в мг/м² ч
16/VII									
Верхний I . . .	0,53	0,47	0,06	0,63	0,41	0,22	0,10	18,8	0,085
II . . .	0,29	0,14	0,15	0,68	0,34	0,34	0,39	134,0	0,175
Средний III . . .	0,27	0,14	0,13	0,77	0,42	0,35	0,50	185,0	0,242
IV . . .	0,16	0,08	0,08	0,75	0,37	0,38	0,59	360,0	0,330
Нижний V . . .	0,15	0,07	0,08	0,48	0,16	0,32	0,33	220,0	0,192
28/VIII									
Верхний I	0,54	0,23	0,31	0,91	0,40	0,51	0,37	68,0	—
Средний III . . .	0,69	0,24	0,45	—	—	—	—	—	—
Нижний V	0,44	0,16	0,28	0,54	0,20	0,34	0,10	23,0	—

харной свеклы (Уладовки) по ходу вегетации
совой, 1929)

в % к сырому весу								
черешок			головка			корень		
моносахара	дисахариды	полисахариды	моносахара	дисахариды	полисахариды	моносахара	дисахариды	полисахариды
0,79	2,22	0,10	0,50	7,94	0,08	0,31	10,32	0,06
2,86	2,00	0,05	1,09	11,99	0,15	0,88	14,27	0,07
4,44	1,39	0,04	1,55	12,30	0,26	0,84	17,51	0,20

ях и утром, и после опыта. Однако и здесь было накоплено значительное количество сахаров.

Количество сахаров, накопленных листьями, дает представление о количестве тех сахаров, которые могут поступить в корень. Наименьшая роль в снабжении корня сахарами принадлежит верхним листьям; самая большая — вполне зрелым листьям и значительная роль — самым нижним.

Нижние листья — это те, которые могут быть оборваны при рыхлении. Если принять вес двух нижних листьев равным 50 *г*, то потеря сахара с 1 *га* при рыхлении вследствие поломки листьев составит 16,5 *кг* — ежедневно в течение нескольких ближайших дней после рыхления и около 7 *кг* в день поломки.

Опыты Кантского селекционно-опытного пункта показали, что при трехкратном обламывании 10% всех листьев урожай корней снижается на 62 *ц/га* (при урожае свеклы 500 *ц*), а при удалении 20% — на 80 *ц/га*. Такие потери сахара свидетельствуют о необходимости изменения величины междурядий в орошаемых районах. Необходимо также ввести бороздковые подпитывающие поливы, применять ботвоотводители, перенести время рыхления на вторую половину дня, когда листья несколько теряют тургор, и т. д. Все эти меры могли бы уменьшить поломку нижних листьев. В то же время следует помнить, что не во всех случаях обламывание нижних листьев влечет снижение урожая. Подобное положение описано в разделе «Фотосинтез» в опытах А. П. Щербакова (стр. 192).

Во втором опыте, проведенном 28/VIII, условия были близки к условиям первого опыта, только температура в 13 *ч* была несколько ниже, 22,4°С. Но растения были на полтора месяца старше, и картина накопления сахаров получилась совсем иная.

В сравнении с опытом, проведенным 16/VII, значительно увеличилось содержание сахаров в средних и старых листьях. Увеличение содержания сахаров произошло главным образом за счет сахарозы, которой стало больше в несколько раз. Отношение сахаро-

зы к восстанавливающим сахарам осталось таким же, как и в первом опыте: оно значительно выше в средних и нижних, чем в верхних, листьях. Иным стал и прирост сахаров за время экспозиции: верхние листья накопили много сахаров, а старые — мало. Роль молодых листьев в снабжении корня сахарами увеличилась, а старых — уменьшилась.

Чтобы полнее представить себе роль различных листьев в снабжении корня сахарами, надо принять во внимание, что верхние листья имеют наименьшую, а средние и старые — значительно бо́льшую площадь.

Суточная динамика углеводов весьма различна в зависимости от места произрастания растений (климат, почва), возраста, погоды, времени исследования и сорта (табл. 75).

Таблица 75

Суточная динамика сахаров в растениях свеклы. Фаза линьки корня. Окрестности Киева (по Оканенко, 1936)

Время взятия проб	Сорт	Содержание в листьях в % от сырого веса				Изменения содержания в % от сырого веса		
		восстанавливающие сахара	сахароза	сахароза : восстанавливающие сахара	всего	восстанавливающие сахара	сахароза	всего
9 ч	Уладовка	0,66	0,17	0,25	0,83	—	—	—
	Эккендорф	0,44	0,31	0,71	0,75	—	—	—
14 ч	Уладовка	0,85	0,47	0,55	1,32	+0,19	+0,30	+0,49
	Эккендорф	0,33	0,57	1,72	0,90	—0,11	+0,26	+0,15
3 ч	Уладовка	0,39	0,18	0,46	0,57	—0,46	—0,29	—0,75
	Эккендорф	0,36	0,35	0,97	0,71	+0,03	—0,22	—0,19

Таким образом, установлено, что в июне 1) прирост сахаров днем идет главным образом за счет сахарозы, ночная убыль происходит за счет сахарозы и восстанавливающих сахаров; 2) отношение сахарозы к восстанавливающим сахарам днем повышается; 3) у кормового сорта Эккендорф это соотношение значительно выше; 4) у кормовой свеклы сахаров накапливается меньше, чем у сахарной.

Наблюдения, проведенные в конце сентября, показали, что в солнечный день листья сортов Мангольд и Уладовка были богаче сахарами, чем в облачный; в солнечный день возрастало отношение сахароза : восстанавливающие сахара, причем наиболее богатыми сахаром оказались листья Мангольда.

В конце вегетационного периода количество сахаров в листьях сахарной, кормовой и салатной свеклы существенно и примерно одинаково у всех трех сортов увеличилось по сравнению с летним периодом. Резкие различия обнаружены в это время в содержании сахаров в черешках. Опыты, проведенные в облачные и жаркие

дни, обнаружили, что отношение сахарозы к редуцирующим сахарам увеличивается с повышением температуры, причем у разных сортов неодинаково. В поздний период (в ноябре при наступлении заморозков) отношение сахароза : редуцирующие сахара было высоким. Общее количество сахаров в листьях в это время почти такое же, как и в черешках, а иногда и больше.

Исследование динамики и соотношения сахаров в разных частях черешка (отдельно в проводящих пучках и окружающей паренхиме) проведено во ВНИС, в лаборатории биохимии (табл. 76).

Таблица 76

Динамика сахаров в черешках свеклы днем и утром (4—5/VIII)

Место взятия проб	Содержание сахаров в % от сырого веса							
	18 ч			5 ч			изменения	
	восстанавливающие сахара	сахароза	сахароза/восстанавливающие сахара	восстанавливающие сахара	сахароза	сахароза/восстанавливающие сахара	восстанавливающие сахара	сахароза
Верхние листья								
Верх черешка:								
пучки	2,48	1,07	0,43	1,81	1,25	0,09	—0,67	+0,18
паренхима	4,68	0,0	—	4,00	0,05	—	—0,68	+0,05
Основание черешка:								
пучки	2,84	1,43	0,50	2,17	1,08	0,50	—0,67	—0,75
паренхима	4,65	0,03	—	3,72	0,42	—	—0,93	+0,39
Средние листья								
Верх черешка:								
пучки	2,49	2,28	0,92	1,76	1,43	0,81	—0,73	—0,85
паренхима	4,35	0,0	—	3,42	0,03	—	—0,93	—
Основание черешка:								
пучки	2,91	2,58	0,89	2,80	1,25	0,45	—0,11	—1,33
паренхима	4,71	0,01	—	3,93	0,25	—	—0,78	+0,24
Нижние листья								
Верх черешка:								
пучки	1,80	2,07	1,15	1,35	1,35	1,00	—0,45	—0,72
паренхима	3,14	—	—	2,58	0,02	—	—0,56	—
Основание черешка:								
пучки	3,04	2,13	0,70	2,08	2,42	1,16	—0,96	+0,29
паренхима	3,54	0,30	—	3,33	0,36	—	—0,21	+0,06

Оказалось, что в пучках находятся сахароза и восстанавливающие сахара, в паренхиме — восстанавливающие сахара в виде глюкозы (судя по показаниям поляриметра) и незначительное количество дисахаров. Динамика сахаров в проводящей системе

четко выражена: днем их больше, утром — меньше. Днем в пучках всех черешков количество восстанавливающих сахаров и сахарозы увеличивается по направлению к основанию, хотя и в неодинаковой степени. К утру изменения в содержании восстанавливающих сахаров имеют тот же характер, а содержание сахарозы в черешках верхних и средних листьев уменьшается в направлении к низу листа. Отношение содержания сахарозы к содержанию восстанавливающих сахаров изменяется по-разному. В паренхиме количество восстанавливающих сахаров увеличивается днем и уменьшается ночью; эта ткань выполняет, по-видимому, роль запасающих органов.

Приведенные данные об изменении содержания сахаров в растениях свеклы в течение вегетации позволяют сделать следующие выводы.

1. Сахара появляются еще в проростке свеклы, когда он питается за счет семени. С началом ассимиляционного периода и в процессе дальнейшего роста свеклы в листьях накапливаются моносахара и сахароза. Количество сахаров, которое накапливают листья, с возрастом последних все время растет. В начале роста свеклы к утру в листьях задерживается незначительное количество сахаров. В ходе вегетации оно увеличивается и достигает максимума при наступлении холодов. Отток сахаров за ночь из листьев (в абсолютных величинах) возрастает от начала вегетации до июля — августа, а затем падает; максимальный отток сахаров (в относительных величинах) наблюдается в ранние фазы роста свеклы. Основная масса ассимилятов для формирования корня и отложения в нем сахара производится в первую половину вегетации нижними и средними листьями, во вторую — средними и верхними.

2. Соотношение сахарозы и восстанавливающих сахаров чрезвычайно изменчиво. Оно зависит от возраста растений, сорта, погоды, времени суток и т. д. Следовательно, по этому показателю нельзя судить о форме, в которой оттекают сахара.

3. Количество сахаров в черешках увеличивается по мере приближения к головке, однако относительное количество сахарозы в одних случаях уменьшается, в других — увеличивается. Правильнее толковать этот факт как результат влияния многих переменных факторов, затушевывающих истинную картину.

РОЛЬ ЛИСТЬЕВ И КОРНЕЙ В НАКОПЛЕНИИ САХАРОВ. ПРИЗНАКИ САХАРИСТОСТИ

Листья — специализированные органы, синтезирующие сахара. Поэтому исследователи связывали величину корнеплода — органа, в котором откладываются сахара, с величиной листовой поверхности. В действительности оказалось, что коэффициент корреляции между величиной поверхности листьев и весом корня, по крайней мере у корневых форм свеклы, больше 0,9. Можно было думать, что и в отношении второго хозяйственного признака — са-

харистости корней — будет наблюдаться такая же картина, поскольку сахародобывающим органом являются листья. Однако в этом случае явление оказалось более сложным.

Колен (Colin, 1924—1925) искал специфические особенности, обусловливающие различия в сахаристости корней сахарной и кормовой свеклы, в особенностях листовой ткани, не обнаружил их и заключил, что листья обеих форм близки. По данным лаборатории физиологии ВНИС, содержание сахаров в листьях сахарной и кормовой свеклы заметно различается только в начале вегетации, в остальное время существенных различий по сахаристости нет. Однако в корне кормовой свеклы содержится в 2—3 раза меньше сахара, чем в корне сахарной свеклы. Следовательно, различия в сахаристости корней этих сортов надо отнести за счет различий в физиологических особенностях самих корней.

Для выяснения функционального значения листьев и корня в накоплении сахара в корне П. Е. Ярошевским и А. С. Оканенко (Ярошевский, 1931; Оканенко, 1936; Оканенко и Вандюк, 1939) были произведены прививки кормовой, столовой и салатной (Мангольд) свеклы на сахарную, и наоборот. Компоненты прививки были одновозрастные, прививку делали в раннем возрасте. Сорта для прививок взяты старые с устойчивой наследственной основой.

Одни прививки были сделаны так, что выросший корень состоял из двух частей: верхняя принадлежала привою, а нижняя — подвою (I). Прививки по другому способу (II) дали корни, целиком состоящие из тканей подвоя: у них только листья принадлежали привою (табл. 77).

В корнях-подвоях столовой и кормовой свеклы, просуществовавших весь период вегетации с листьями сахарной свеклы, содержание сахара было такое, как обычно бывает в столовых и кормовых сортах, но некоторая тенденция отклонения в сторону привоя имелась. Сахарные подвои имели различную сахаристость — до 15,0—17,0—17,5%, но не выше; на этом потенциальные способности корня были реализованы. Несколько пониженная сахаристость в отдельных случаях может зависеть от повреждений при операциях, задержавших рост корня и накопление в нем сахара. Количество восстанавливающих сахаров, например, в компоненте прививки Эккендорф характерно для этого сорта. Тоже можно сказать и о количестве белка и золы. Процентное содержание сахара в однокомпонентных корнях прививок (II), у которых листья принадлежат свекле кормового или столового сорта, а корни — сахаристому сорту, также варьирует в диапазоне изменчивости, типичном для сахарной свеклы, и также с тенденцией отклонения в сторону привоя.

Таким образом, корни, вегетировавшие весь период вегетации с ассимиляционными органами, принадлежавшими другому типу, накопили количество сахара, характерное для природы того сорта, к которому принадлежали корни. Это убеждает нас в том, что ткани корней различных сортов специфичны в отношении уров-

Таблица 77

Содержание сахаров у прививок сахарной свеклы различного типа*

Прививка	Вес корня, г	Вес листьев, г	Содержание сахаров в % на сырой вес		Активность пероксидазы в баллах кобальтовой шкалы
			сахароза	восстанавливающие сахара	
I группа					
Сахарная / Столовая	210	—	12,4 / 8,4	0,10 / 0,10	— / —
Столовая	540	—	8,3	0,25	—
Столовая / Сахарная	255	—	5,6 / 14,9	0,10 / 0,10	— / —
Столовая / Сахарная	410	—	10,5 / 17,4	— / —	— / —
II группа					
Мангольд / Эккендорф	1000	—	7,2	—	—
Эккендорф	500	—	4,4	1,84	1
Мангольд / Сахарная	500	—	18,2	—	
Сахарная	—	—	12,0—14,0	0,05	2
Мангольд	—	—	9,0	—	
Карлик	15—40	—	5,9—7,0	0,14	5—6
Карлик / Сахарная	150—400	—	10,7—12,7	0,11—0,16	2
Карлик / Эккендорф	200—400	—	2,7	1,10	2
Сахарная / Карлик	400—500	—	10,0	0,06	2—3
Эккендорф / Карлик	400—500	—	7,5—8,2	0,04	4
Сахарная / Сахарная	126	136	14,5	—	—
Столовая круглая / Сахарная	108	69	11,6—16,2	—	—
Столовая длинная / Сахарная	78	82	12,2—16,0	—	—

Прививка	Вес корня, г	Вес листьев, г	Содержание сахаров в % на сырой вес		Активность пероксидазы в баллах кобальтовой шкалы
			сахароза	восстанавливающие сахара	
Эккендорф / Сахарная	256	120	12,9—15,9	—	—
F_1 (Экк.×сах.) / Сахарная	285	204	14,4—17,6	—	—
Сахарная / Круглая столовая	190	120	7,2—10,4	—	—

* Для прививок I группы приведена сахаристость привоя (числитель) и подвоя знаменатель), для II группы — только подвоя.

ня сахаристости. Факт этот не нов. Н. П. Кренке (1928) приводит ряд случаев, когда компоненты прививки, отдаленные по своим физиологическим особенностям, сохраняли их.

Такой результат казался недостаточно ясным, поскольку было известно, что листья непосредственно влияют на структуру корня, посылая в те или иные ткани свои «листовые следы», а тип анатомической структуры корня связывали с определенным уровнем его сахаристости (Александров, 1928). Поэтому работу с прививками продолжали Т. В. Шверцель и А. С. Оканенко (1961). Листья сорта Янаш прививали на корни кормовой свеклы Эккендорф, и наоборот. Эти сорта выбрали потому, что по содержанию сахаров в листьях они близки, а по содержанию сахаров в корне резко отличаются (табл. 78).



Рис. 48. Переход меристематических тканей первого сосудистого кольца во второе кольцо (поперечный срез корня свеклы сорта Р 06. По Гомоляко, 1961)

Определение сахаристости прививок подтвердило результаты, полученные ранее. Сахаристость всегда оставалась типичной для того сорта, к которому принадлежал данный компонент прививки, но выходила за пределы варьирования, свойственного этому сорту, что свидетельствует о влиянии другого компонента. При этом макроанатомические признаки (ко-

личество колец, плотность, их расположение и ширина паренхимных зон) оставались без заметных изменений. Это объясняется тем, что камбиальные (меристематические) ткани, возникающие на самых ранних этапах роста, спирально и потому непрерывно расположенные в верхней части корня, предопределяют основной тип дифференциации тканей корня (рис. 48); в частности, и после прививки вторичный камбий будет проникать дальше в последующие кольца (Гомоляко, 1961).

Постоянство в изменении сахаристости свидетельствовало о некотором направленном изменении в процессах. Более детальное микроскопическое исследование показало, что происходят небольшие изменения в подвое. Они особенно заметны в паренхиме. В подвое (сорт Янаш) под влиянием привоя (сорт Эккендорф) увеличивался диаметр клеток паренхимы. В кольцах сосудистых пучков, и, особенно в периферических кольцах, уменьшалось число пучков на единицу площади и число сосудов в пучках (табл. 79).

Таблица 78

Изменение сахаристости и состава корня свеклы в прививках*

Варианты прививок	1960 г.	1959 г.					Сухое вещество в % на сырой вес
	сахаристость, %	сахаристость, %	содержание в % на сухой вес				
			золы	P_2O_5	азота		
					белкового	небелкового	
Янаш	15,4	14,9	3,61	0,53	0,81	0,48	23,1
Янаш	16,5	15,2	4,57	0,57	0,74	0,35	23,1
Янаш	13,1	12,9	4,9	0,57	0,72	0,55	20.7
Эккендорф	8,7	7,7	12,0	1,45	0,68	2,53	14,7
Эккендорф	8,0	4,9	14,9	1,54	0,83	1,96	11,7
Эккендорф	7,5	4,8	14,6	1,57	0,90	2,46	11,2
Эккендорф	9,7	7,2	12,1	1,23	0,94	1,96	13,9
Янаш	13,8	12,4	6,18	0,72	0,75	0,72	19,7
Янаш	16,4	14,5	4,28	0,61	0,69	0,62	22,3
	16,2	13,6	4,14	0,68	0,69	0,70	22,2
Эккендорф	7,0	5,4	14,0	1,47	0,74	2,13	12,0
	7,7	5,1	14,0	1,32	0,78	2,12	11,6

* В числителе показатели для привоя, в знаменателе—для подвоя.

Заслуживает внимания реакция самого растения на операцию прививки. Листья привитых растений развиваются сильнее, чем у непривитых; в других случаях повышается сахаристость корней, за

Таблица 79

Изменение анатомических признаков корней подвоев под влиянием привоев (1959 г.)

Кольца и зоны	Эккендорф / Янаш	Янаш / Янаш	Янаш / Эккендорф	Эккендорф / Эккендорф
	Диаметр клеток межкольцевой паренхимы, *мк*			
1	132,1	93,2	165,4	174,3
2	114,3	87,7	135,4	149,9
3	99,9	79,9	123,2	128,8
4	88,8	73,3	105,5	114,3
5	84,4	67,7	—	—
	Ширина флоэмы, *мк*			
1	505,2	696,0	569,4	372,9
2	466,2	622,7	482,9	346,3
3	384,0	449,6	446,2	289,7
4	319,7	456,2	452,9	216,5
5	293,0	442,9	—	—
	Число проводящих пучков на 1 *см* длины кольца			
1	13,0	15,0	11,0	10,0
2	15,0	18,0	10,1	9,9
3	14,0	17,0	9,8	11,2
4	17,0	19,0	10,8	12,9
5	16,0	20,0	—	—
	Число сосудов в ксилеме среднеразвитого пучка			
1	18	24	25	21
2	17	22	24	18
3	15	17	19	13
4	11	13	15	11
5	10	13	—	—

исключением технически неудачных прививок, после которых растения долгое время остаются хилыми. Итак, невзирая на то, что сахаристость подвоя в основном обусловливается природой его сорта, небольшие изменения сахаристости происходят под влиянием листьев привоя, вследствие изменения некоторых структурных элементов, влияющих на сахаристость. Наибольшие изменения наблюдались, когда признаки одного из компонентов обусловливались аномалиями физиологических процессов или же когда компоненты резко различались по химическому составу соков, содержанию алкалоидов и ритму развития и роста. В тех случаях, когда компонентами прививки служили старые сорта с устойчивой наследственной основой, взаимное влияние не всегда удавалось уловить.

РАЗМЕЩЕНИЕ САХАРОВ ПО РАЗЛИЧНЫМ ТКАНЯМ КОРНЯ

К числу факторов, влияющих на сахаристость, издавна относили особенности анатомического строения свекловичного растения.

Колен, не обнаруживший различий в листовом аппарате кормовой и сахарной свеклы, пришел было к заключению, что основные различия заключаются в количестве сосудисто-волокнистых колец, которых всегда меньше у малосахаристой свеклы; это наблюдение основывалось на том, что зоны пучков богаче сахарозой, чем зоны паренхимы (Colin, 1924—1925). Позднее Колен отказался от этого взгляда, считая, что повышенное количество колец только благоприятствует усиленному сахаронакоплению.

Шиндлер и Просковец (Schindler, Proskowetz, 1880) пришли к заключению, что сахаристая свекла отличается от несахаристой более мелкими клетками межкольцевой паренхимы, большим количеством пучков и одревесневших пучков на единицу площади и соответственно лигнина. Шнейдер (1900—1901), подвергший ревизии эти результаты, не подтвердил их; он нашел, что сахаристые сорта имеют меньше колец, меньше сосудисто-волокнистых пучков (но более широких и толстых), меньше одревесневших клеток паренхимы (поэтому сахаристые сорта менее деревянисты). Недостаток обеих работ заключается в том, что исследовались только периферические зоны корня.

Визнер (1867) и де Фриз (1879) (цит. по Вотчалу, 1934) показали, что мелкоклетная паренхима, окружающая пучки, особенно богата сахаром. Эту ткань де Фриз назвал «сахарным чехлом». Стенки этих клеток иногда лигнифицируются и состоят из целлюлозы. Пекло (Peklo, 1908), изучая распределение сахарозы фиксацией ее в виде озазонов, нашел наибольшее количество сахара в ситовидных трубках. Гешвинд (цит. по Hoffman, 1903) исследовал развитие сахарного чехла у 500 корней и пришел к заключению, что по более мощному развитию сахарного чехла можно отличить высокосахаристую свеклу от низкосахаристой. Однако Гоффман (Hoffman, 1903), пытавшийся применить этот признак в селекционной работе, показал, что он не имеет практического значения.

Вивьен (1920) наблюдал, что более сахаристая свекла имела более узкие кольца сосудисто-волокнистых пучков и большее их число, чем малосахаристая. Зелигер (1920) также наблюдал зависимость между густотой расположения колец и сахаристостью свеклы. Он ввел коэффициент плотности расположения колец, получаемый от деления общего числа колец на радиус корня, измеренный в сантиметрах, и предложил использовать его как дополнительный селекционный признак. Проведенные на более многочисленном материале исследования Пека (1927) подтвердили наличие положительной, хотя и невысокой, корреляции между плотностью расположения колец и сахаристостью (цит. по Artschwager, 1930).

Большую работу выполнил Артшвагер (Artschwager, 1930), исследовавший 30 потомств индивидуально-группового отбора, включавших 1700 растений, в течение двух вегетаций, различавшихся погодными условиями. Анатомическая структура корней варьировала в пределах отдельных «отборов», однако автор пришел к заключению, что можно создать потомства однородной анатомической структуры. У свеклы с низкой сахаристостью клетки ксилемы были удлиненными, ксилему окружала очень узкая зона клеток «сахарного чехла». У высокосахаристой свеклы сахарный чехол значительно шире, хотя количество элементов ксилемы может быть меньше, чем у низкосахаристой свеклы. В некоторых случаях кольцо (слой) сосудисто-волокнистых пучков очень узкое, это, однако, не обязательно связано с числом сосудов и сахаристостью свеклы. Высокосахаристая свекла обычно имеет хорошо развитую флоэму. В звездочке сосуды у высокосахаристой свеклы меньше, чем у низкосахаристой. Величина клеток межкольцевой паренхимы (4-го кольца), как и число сосудисто-волокнистых пучков, не связана с сахаристостью. Водянисто-зеленый и желтоватый оттенки мякоти обычно сопутствуют низкосахаристой свекле. Коэффициент плотности расположения колец рассматривается как показатель содержания сахара (за исключением тех случаев, когда число колец и их ширина не находятся по тем или

иным причинам в соотношении). Свекла, у которой зоны сосудов широкие, а коэффициент плотности расположения колец высок, обычно характеризуется высокой сахаристостью.

У сахаристых форм наблюдается менее значительная тенденция к образованию лигнифицированных клеток в сахарном чехле. Автор в результате исследования приходит к заключению, что анатомический тип изменяется в разных потомствах и, хотя признаки строения, связанные с высокой сахаристостью, известны, идеальные сочетания их не всегда одинаковы, изучение любого одного признака не может дать правильной оценки сахаронакопляющей способности, так как признак в новой комбинации может повлиять иначе. Недостатком хорошо выполненной работы Артшвагера, как и многих других работ, является прямолинейность в сопоставлении строения растения и содержания сахара. Сопоставляя, например, анатомические особенности мангольда и кормовой свеклы с содержанием сахара в их корнях, в августе мы получим одну картину, а в январе — совершенно другую, ибо сахара к этому времени на 50% исчезнут, а анатомические детали изменятся мало; то же можно сказать и о сопоставлении данных, полученных в разные по погодным условиям годы. Поэтому можно говорить только об анатомическом строении, благоприятствующем высокой сахаристости.

В выборе признаков приходится руководствоваться содержанием сахарозы в отдельных тканях, связанных с данными признаками. Так, в крупных корнях по внутренним зонам (до 3-го кольца) сахара в паренхиме меньше, чем в пучках, в средних зонах его в паренхиме столько же, сколько и в пучках, или немногим больше (в паренхиме 5-го кольца), в наружных зонах его количество примерно одинаково. Поэтому коэффициент плотности расположения колец может коррелировать с сахаристостью только за счет различного содержания сахара в паренхиме и пучках внутренних зон. Поскольку удельная роль внутренней зоны в общем весе невелика (до 30% всего объема), постольку корреляция эта будет иметь небольшое числовое выражение.

Некоторую ясность в представление об особенностях строения корней вносит изучение распределения сахаров в различных тканях. Е. Ф. Вотчал уточнил старые представления Декена, Пелиго, Вивьена, Визнера, де Фриза (Вотчал, 1934). Оперируя гистохимическим методом Зенфта и Графе, при котором сахара фиксируются в виде характерных озазонов, он обнаружил крайне неравномерное распределение сахаров. Некоторые клетки сплошь заполнены озазонами, другие, рядом лежащие, содержат мелкие паренхиматические клетки, которые составляют наружную поверхность сосудов, в полостях же самих сосудов озазоны отсутствуют. Много озазонов и в вытянутых крупных паренхиматических клетках так называемого сахарного чехла сосудистых пучков. В основной паренхиме озазонов значительно меньше. Во флоэме озазоны находятся в значительном количестве в паренхиме и в ситовидных трубках. Первые отложения озазонов в молодых, самых периферических частях корня наблюдаются в вытянутых узких клетках тяжей вторичного прокамбия (рис. 49). Вотчал пришел к заключению, что сахара в различных местах корня не одинаковы. Колоссальные скопления сахара в паренхиматических обкладках сосудов явно имеют какое-то отношение к функции последних. То же наблюдается и в других растениях. Поэтому сахар в основной паренхиме Вотчал назвал запасным, а в паренхиме пучков — функциональным.

Если сделать поправку на недостатки метода Графе и Зенфта, то можно считать, что во всех тканях, где прежде всего появляются

озазоны, образование их в первое время идет за счет присутствующих там сахаров иного строения, чем обычная сахароза. Это следует из того, что в межкольцевой паренхиме сахарозы почти столько же, сколько в зонах пучков (с большим количеством озазонов) или на 5—10% меньше; озазоны там редки. Все эти данные говорят

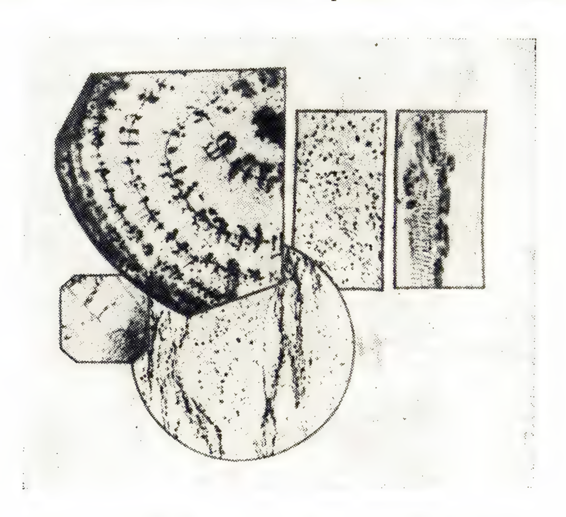


Рис. 49. Локализация озазонов (темные места) в тканях корня свеклы на срезах, проведенных в различных направлениях (по Вотчалу, 1932)

о том, что в зоне сосудисто-волокнистых колец возможны процессы превращения сахаров.

Колен исследовал отдельно зоны сосудисто-волокнистых колец и межкольцевой паренхимы в корне кормовой свеклы (Colin, Grandsire, 1925—1926). Паренхима содержит больше воды и меньше сахара. Изотония поддерживается увеличенным количеством зольных элементов. Щелочность золы и активность тирозиназы выше в пучках. Определения активности каталазы показали, что она всегда выше в пучках, чем в паренхиме; активность пероксидазы в пучках корня также выше, чем в паренхиме. Руланд (1912) обнаружил относительно много инвертазы в поверхностных клетках сосудов.

Эти факты косвенно подтверждают значение физиологических особенностей тканей корней в сахаронакоплении.

А. С. Оканенко (1936, 1957) изучил распределение сахаров в связи с характером физиологических процессов в тканях: по зонам типичной запасающей паренхимы — межкольцевой паренхимы, и в зонах сосудисто-волокнистых пучков как в поперечном, так и в продольном направлениях.

Исследования показали, что в поперечном направлении в зонах колец сосудисто-волокнистых пучков содержание сахарозы варьирует мало, в частности в центральной, самой старой, части корня,

в звездочке, оно обычно выше среднего арифметического для всего корня. В смежной межкольцевой паренхиме оно значительно меньше. В следующих кольцах сахаристость паренхимы повышается и в зоне паренхимы 4—5-го кольца становится одинаковой (а часто и выше) с сахаристостью соответствующих зон сосудисто-волокнистых пучков. Заметное снижение сахаристости начинается с 9—10-го кольца. В продольном направлении количество сахарозы в зонах пучков уменьшается книзу, а в паренхиме увеличивается. Резкие различия в сахаристости пучков и паренхимы, наблюдаемые в шейке корня, постепенно уменьшаются по направлению к хвостику (рис. 50).

Одно из наиболее старых исследований распределения сахарозы принадлежит Мареку, который делил корень по длине на 8 частей. В 1-м отрезке (головке) содержание сахара равнялось 11,4%; в 3—5-м отрезках — 11,84, в 6-м— 11,32% и дальше в 8-м отрезке уменьшалось до 10,7%. В радиальном направлении, начиная от внутренней зоны, где содержание сахара равнялось 12,34%, оно повышалось к средине до 12,9%, а в наружных кольцах уменьшалось до 10,43%. Подобные работы были выполнены Рюмкером, Бартошем и другими исследователями (цит. по Ерецкому и Хелемскому, 1930).

По Штеглику, наименьшее содержание сахарозы наблюдается вокруг полого пространства в головке и вокруг тех мест, где в головку входят сосудисто-волокнистые пучки наиболее молодых листьев; в нижних поверхностных зонах головки сахарозы больше. В шейке корня наименьшее содержание сахара обнаружено в периферической зоне, а наибольшее — в средней части. Максимум содержания сахара в средних частях наиболее широкой части корня (цит. по Нахмановичу, 1940).

Д. А. Ерецкий и М. З. Хелемский (1930) разрезали корни по вертикали и по горизонтали на кусочки, в которых определяли сахар. Только в верхней части корня и в хвостике содержание сахарозы было сильно понижено.

Результаты исследования топографии сахаров кормовой свеклы (Эккендорф), сахарной (Уладовка) и салатной (Мангольд) по паренхиме и пучкам в конце вегетации (Оканенко, 1937) приведены в табл. 80.

Таблица 80

Локализация сахаров в тканях различных форм свеклы

Ткани	Содержание сахаров в % на сырой вес					
	Эккендорф		Уладовка		Мангольд*	
	восстанавливающие сахара	сахароза	восстанавливающие сахара	сахароза	восстанавливающие сахара	сахароза
Звездочка	0,19	9,13	0,27	17,9	—	—
Паренхима от звездочки	0,26	4,85	0,31	14,8	—	—
1-е кольцо пучков	0,20	7,85	0,20	19,5	—	—
1-е кольцо паренхимы	0,31	3,90	0,27	—	—	—
2-е кольцо пучков	0,15	9,40	0,16	17,8	0,13	5,8
2-е кольцо паренхимы	0,20	6,46	0,21	16,2	0,14	6,5
3-е кольцо пучков	0,17	9,38	0,31	19,9	—	—
3-е кольцо паренхимы	0,16	8,98	0,19	19,1	—	—
4-е кольцо пучков	—	—	0,23	19,5	—	—
4-е кольцо паренхимы	—	—	0,21	19,9	—	—

* У свеклы Мангольд сахара определяли во всех кольцах вместе.

Таким образом, у кормовой свеклы, действительно наблюдается значительная разница в содержании сахарозы между зонами сосудисто-волокнистых пучков и паренхимы, и потому заметна связь между количеством колец и содержанием сахарозы в корне. У сахарной свеклы картина иная: во внутренней части корня (2—3-е кольцо) сахарозы больше в зонах пучков, чем в зонах паренхимы, в средней и наружной частях часто бывает наоборот, или содержание сахарозы в этих зонах более или менее одинаково. Совершенно иное положение в корне Мангольда: здесь сахарозы больше в зонах паренхимы, поэтому никакой связи между количеством колец и богатством корня сахарозой ожидать не приходится.

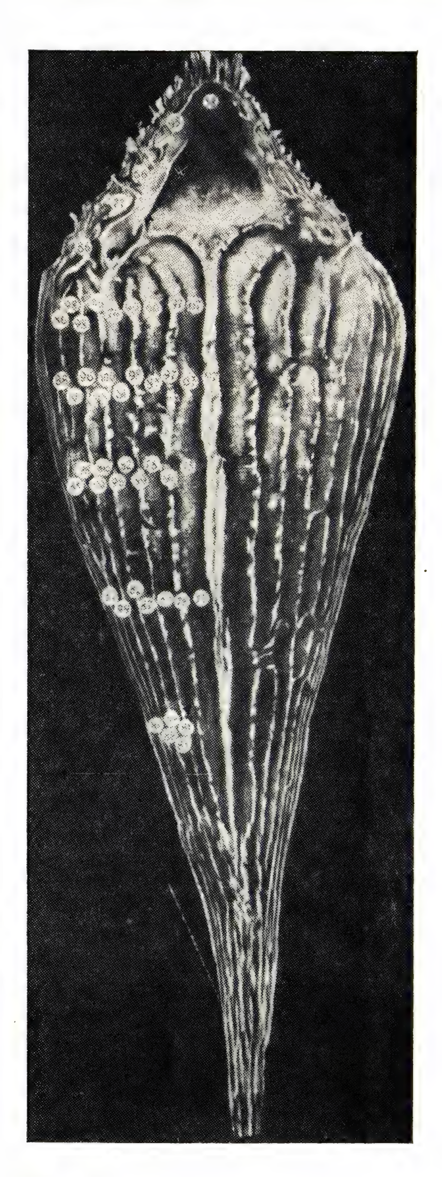


Рис. 50. Локализация сахара в различных тканях корня свеклы (в процентах от средней сахаристости)

Сорта сахарной свеклы отличаются между собой неодинаковой локализацией сахарозы в корнях. В корнях урожайных сортов (Ивановской станции Е) наблюдается резкое различие в сахаристости зон пучков и паренхимы внутренних, более старых зон корня. Другие сорта — Рамонской станции (№ 1537) и особенно сорт Янаш — отличаются большей равномерностью в распределении сахарозы. Наконец, у некоторых сортов Льговской станции сахаристость выше в периферической части (Оканенко, 1957).

Наибольшее количество сахарозы содержится в зоне 4-го и 5-го колец сосудисто-волокнистых пучков; причем в этом случае в паренхиме содержится больше сахарозы, чем в пучках, в противоположность тому, что имеет место во внутренних зонах.

Сахаристость зон пучков в корне варьирует мало. Принадлежит зона пучков к более молодым кольцам или к более рано заложенным (даже к звездочке); сахаристость ее почти не изменяет-

ся. Это вполне объясняется представлениями де Фриза и данными Е. Ф. Вотчала (Вотчал, 1934), который показал, что пучки листьев диффузно рассеиваются в головке, а элементы одного пучка связаны с различными листьями.

Сахаристость паренхимы варьирует значительно. Наименьшее количество сахара наблюдается в паренхиме звездочки, в последующих кольцах содержание его увеличивается: больше всего сахара в паренхиме 4—6-го кольца.

На развитие тканей и распределение в них сахарозы резкий отпечаток накладывают условия роста.

Засуха в первый период вегетации вызывает торможение ростовых процессов и, в частности, более сильное торможение роста и деления клеток межкольцевой паренхимы, чем тканей в зоне пучков. Интенсивность сахароотложения уменьшается слабее, чем интенсивность роста. Вследствие этого сахаристость всех тканей корня повышается, в особенности увеличивается сахаристость па-

Таблица 81

Распределение сахарозы в корнях разных сортов в различных условиях питания

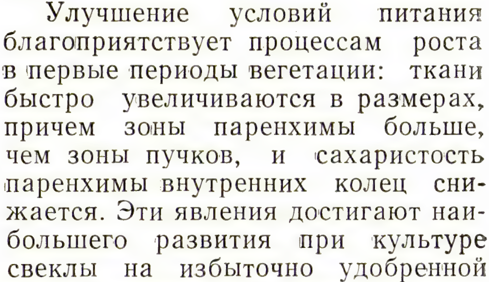
Сорт	Содержание сахарозы в % от сырого веса								Средняя сахаристость, %	Вес корня, г
	1-е кольцо		2-е кольцо		3-е кольцо		4-е кольцо			
	пучки	паренхима	пучки	паренхима	пучки	паренхима	пучки	паренхима		
Засуха										
И1531	15,9	15,6	15,9	15,9	15,8	16,3	16,1	16,5	14,9	305
Янаш	16,7	15,7	16,2	16,5	16,3	17,3	17,3	17,6	16,1	318
КВП	17,2	18,1	17,5	18,2	18,0	18,5	—	17,5	16,9	307
Среднее увлажнение										
КВП	15,4	17,4	16,0	16,0	17,0	17,4	17,0	—	15,7	—
Добавлено парниковой земли										
И1531	13,3	9,5	12,9	10,4	13,9	12,0	13,6	13,6	11,9	—
КВП	15,6	14,7	15,3	16,4	15,1	16,6	15,2	—	—	—
Усиленное удобрение (участок М. В. Гнатенко)										
Сорт урожайного направления (Е)										
Крупные корни . .	15,6	12,5	15,1	12,7	14,7	13,8	15,9	15,1	—	1900
Средние корни . .	16,9	14,7	17,3	14,7	16,9	16,0	18,0	17,3	—	1200
Мелкие корни	16,8	15,1	16,3	15,4	16,6	16,0	17,3	16,8	—	850

ренхимы. В связи с этим обычные соотношения сахаристости пучков и паренхимы во внутренней части корня нарушаются.

Более влажные условия, благоприятствующие интенсивному росту, усиливают разрастание слоев межкольцевой паренхимы в большей степени, чем пучков. Темп накопления сахарозы отстает от темпа роста, а сахаристость тканей, в особенности паренхимы внутренней зоны, снижается.



Рис. 51. Развитие тканей корня при удалении листьев с одной стороны



Недостаток элементов питания, особенно азота, приводит к резкому снижению интенсивности роста. В связи с этим сахаристость всех зон повышается, а различия в сахаристости отдельных зон сглаживаются. Рост листьев также приостанавливается, в них накапливается значительное количество сахаров.

Улучшение условий питания благоприятствует процессам роста в первые периоды вегетации: ткани быстро увеличиваются в размерах, причем зоны паренхимы больше, чем зоны пучков, и сахаристость паренхимы внутренних колец снижается. Эти явления достигают наибольшего развития при культуре свеклы на избыточно удобренной парниковой земле. Там сахаристость паренхимы внутренних зон урожайных сортов снижается до 9—10%. К периферии корня сахаристость повышается и мало отличается от сахаристости свеклы, растущей в поле. Сахаристые сорта лучше сохраняют свою сахаристость при росте на избыточном фоне (Оканенко, 1957) (табл. 81).

М. Г. Бордонос в 1929 г. установила, что рост корня (его вес в целом) и дифференциация на кольца происходят не одновременно и по-разному у разных сортов. В период раннего развития свеклы, когда ультрасахаристый сорт ZZ имеет резкое преимущество в числе колец над свеклой Ивановской станции, его сахаристость значительно выше, чем у Ивановки, хотя у последней ассимиляционная поверхность развита в это время лучше. Ранняя дифференцировка корня, по-видимому, благоприятствует повышению сахаристости (Бордонос, 1941).

Дальнейшая иллюстрация роли тканей корня в сахаронакоплении была получена в опытах с обрезкой всех листьев с одной стороны в разные фазы роста. За период вегетации корни выросли до 300—400 *г*. На поперечном разрезе через шейку обнаружилось большое смещение центра (звездочки) в ту сторону, где листья были удалены (рис. 51). Зоны паренхимы и пучков развиты здесь

очень слабо по сравнению с противоположной стороной. Очевидно, ассимиляты поступали преимущественно в ту сторону корня, на которой были расположены листья. Можно было ожидать, что сахаристость зон паренхимы в той части корня, где листья удалены, будет ниже. Однако анализы показали иное, а именно — что содержание сахара там даже несколько выше, чем в паренхиме этих колец с противоположной стороны (таб. 82).

Таблица 82

Сахаристость и относительное развитие тканей корневой шейки у растений после частичного удаления листьев

Ткани	*А*. Половинки корней с листьями		*Б*. Половинки корней без листьев	
	вес тканей в % от всего слоя	сахаристость, %	вес тканей в % от их веса в *А*	сахаристость, %
Паренхима звездочки	3,3	13,6	99	13,6
1-е кольцо: пучки	3,2	17,6	98	17,0
паренхима	9,7	13,6	70	14,4
2-е кольцо: пучки	6,5	17,6	63	17,4
паренхима	12,2	13,6	58	16,0
3-е кольцо: пучки	8,1	16,8	56	17,8
паренхима	10,9	15,8	45	16,2
4-е кольцо: пучки	7,2	17,2	35	14,4
паренхима	8,6	16,4	—	—
периферия	30,3	15,6	—	—

Таким образом, ткани в этих местах накопили количество сахара, свойственное их физиологическим особенностям, хотя содержание сахара в тех тканях, в которые шел ток ассимилятов, было ниже.

РАЗВИТИЕ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ И САХАРИСТОСТЬ

Выяснив связь распределения сахарозы с интенсивностью роста, мы должны возвратиться к органам, добывающим вещества для роста, — к листьям как элементу единого целого. Если основная роль в повышении уровня сахаристости принадлежит тканям корня, то ясно, что реализация природных потенциальных способностей этих тканей зависит в значительной мере от величины поверхности листьев, от особенностей их развития и физиологии.

Давно замечено, что формирование корня сахарной свеклы и отложение в нем сахара находятся во взаимосвязи с ходом и степенью развития листового аппарата. Количественное выражение этой взаимосвязи по данным физиологической лаборатории ВНИС приводится в табл. 83.

Таблица 83

Влияние величины листового аппарата на суточные приросты сахара в корне

Показатели	17/VI	23/VI	14/VII	2/VIII	29/VIII	19/IX	11/X
Сухой вес живых листьев одного растения, *г*	15	23,00	45,00	50,00	35,00	30,00	24,00
Суточный прирост сахара в корне, *г*	—	0,35	1,10	1,45	1,00	0,65	0,40

Наиболее существенную роль в формировании урожая играют более крупные листья до третьего десятка; в период их функционирования формируется около 80% массы корня. Уменьшение листовой поверхности после смыкания рядов сопровождается уменьшением суточных приростов сахара. Наоборот, с отодвиганием срока отмирания листьев путем соответствующего питания приросты сахара увеличиваются.

Используя тот же метод прививок — прививая листья различных форм на корни одного сорта, удалось показать, что листья различных форм свеклы накапливают сахара неодинаково. Меньше всего сахара накапливают листья столовой свеклы и значительно больше — листья сахарной свеклы; листья кормовой свеклы Эккендорф близки по сахаристости к листьям сахарной свеклы (табл. 84).

Таблица 84

Содержание сахаров в листьях различных форм свеклы, привитых на одинаковые подвои

Привой	Содержание сахаров в % на сухое вещество		
	суммы сахаров	сахарозы	восстанавливающих сахаров
Подвой — сахарная свекла			
Сахарная	11,80	1,40	10,40
Столовая круглая	5,02	1,50	3,52
Столовая длинная	4,77	1,75	3,42
F_1 (сахарная × столовая круглая)	4,42	1,06	3,36
Эккендорф	9,40	2,98	6,47
F_1 (сахарная × Эккендорф)	9,40	2,32	7,08
Подвой сахарная × круглая столовая			
Сахарная	9,31	1,67	7,63
Круглая столовая	4,47	1,65	2,82
F_1 (сахарная × круглая столовая)	5,95	1,32	4,63

Различные морфологические расы сахарной свеклы обнаруживают существенные различия в динамике сахаров (Оканенко, 1936).

В то время как количество сахаров у расы с распластанной ботвой изменяется мало, у расы со стоячей ботвой наблюдается резко выраженная динамика; по-видимому, условия для оттока сахаров у этой расы гораздо более благоприятны. Содержание сахарозы в листьях свеклы со стоячей ботвой выше, чем у свеклы с распластанной ботвой, вероятно, в связи с повышенной активностью инвертазы у подвядающих в жаркие дни рас свеклы, к которым относятся расы с распластанной ботвой. На различное состояние ассимиляционного аппарата у листьев, различно расположенных к падающим лучам, указывал еще К. А. Тимирязев (1937).

Ультрасахаристый сорт за день накапливает сахара больше, чем ультраурожайный сорт. К утру растения обоих сортов содержат примерно одинаковое количество сахаров. К середине октября количество сахара в листьях резко увеличивается, причем в листьях ультрасахаристого сорта значительно сильнее. Отток сахаров за ночь больше у сорта Янаш, у сорта Харьков заметно меньше. Динамика резервных углеводов в разное время вегетации различна.

Существенно различается темп нарастания ассимиляционной поверхности сахаристых и урожайных сортов. Однако различия в сахаристости корней наблюдаются на ранних фазах роста, когда ассимиляционная поверхность примерно одинакова. Б. А. Рубин, Р. В. Фениксова и В. И. Земский (1930) попытались объяснить различное содержание сахаров различиями в особенностях ассимиляционной ткани. В опытах одного года наблюдались различия в содержании сахаров в листьях, в опытах другого года их не было. Вес корня и процентное содержание азота и углеводов в растениях сорта Янаш были выше, чем в растениях сорта Харьков. В целом растении сорта Харьков максимальное количество азота накапливается на 1—1,5 месяца (соответственно ходу развития листьев) раньше. В связи с более ранним отмиранием листьев (на 1—1,5 месяца) раньше начинается у этого сорта и обогащение корня азотистыми веществами небелкового характера. Следовательно, сорт Харьков физиологически более скороспелый. Растения сорта Янаш на единицу сырой массы продуцируют больше сахара, поэтому сорт Янаш является физиологически более продуктивным.

Результаты исследований другого урожайного сорта (Р 06) и сахаристого Янаш позволили заключить, что природные свойства сортов выражаются не столько в различном характере физиологических процессов, сколько в различной их реакции на условия среды. Так, сорт Р 06 в условиях повышенных температур и достаточной влажности отличается от сорта Янаш большей интенсивностью фотосинтеза и дыхания листьев, более быстрым ослаблением дыхания корней по отношению к листьям к концу вегетации, бо́льшим содержанием в листьях и особенно в корнях свободной воды и меньшим содержанием связанной воды. При этом сорт Р 06 имел корнеплоды большего веса, но менее сахаристые. В 1956 г. в усло-

виях пониженных температур интенсивность физиологических процессов и рост растений менее резко снижались у сорта Янаш, чем у Р 06. В связи с этим различия в состоянии воды в корнях этих сортов сгладились, вес корней оказался почти одинаковым, да и различия в сахаристости уменьшились, хотя сорт Янаш все же оставался более сахаристым. По-видимому, эти свойства обусловливаются адаптацией сортов к тем условиям, в которых они выведены (Маринчик, Оканенко, 1957). В 1956 г. различия в химическом составе листьев этих сортов, включая и содержание сахаров, были незначительными, при достоверных различиях в сахаристости корней. Это показывает, что потенциальные способности корней в отношении накопления сахара в значительной степени зависят от физиологических особенностей тканей корня.

В лаборатории анатомии ВНИС С. Е. Гомоляко (1957) вскрыты различия в строении корней урожайных и сахаристых сортов. У последних клетки тканей паренхимы характеризуются более частым делением и меньшей степенью растяжения. Вследствие этого у сахаристых сортов клетки мельче, имеют более толстые оболочки, а число колец сосудисто-волокнистых пучков и число пучков в зонах колец у них больше. Сахаристость корней свеклы — сложный признак, отражающий физиологическое состояние корней. В связи с этим часто анатомическая структура не увязывается с ожидаемой сахаристостью корней. В пределах одного сорта для более сахаристых корней характерны следующие особенности: равномерность ширины центральных паренхимных зон, большая ширина периферических паренхимных зон, белый цвет мякоти, меньшие размеры клеток межкольцевой паренхимы. Но это только общие черты, встречаются корни с признаками, характерными для высокосахаристых корней имеющие низкую сахаристость. Листья сорта Янаш характеризуются более частым делением клеток и менее интенсивным их ростом, что обусловливает бо́льшую их долговечность, а в связи с этим и более мощное развитие флоэмы сосудистых пучков в корнях.

И. Ф. Бузанов (1960) обнаружил, что разнообразие поведения сортов урожайного (Ивановской станции), нормального и сахаристого (КВП) направлений происходит вследствие неодинаковых требований к условиям вегетации. На севере семена урожайного сорта быстрее прорастают, растения быстрее растут, имеют более длинные листья, ассимиляционная поверхность листьев и корнеплод быстро увеличиваются. Благодаря большей скороспелости эти растения накапливают и значительно бо́льшую массу корня, но сахаристость его невелика. Растения сахаристого сорта в тех же условиях резко отстают в прорастании, росте листьев и в связи с этим в нарастании всей вегетативной массы и в весе корня. Впоследствии они растут сильнее, но ни по одному признаку не догоняют растения урожайного сорта. С понижением температуры к концу вегетации рост у них задерживается, в то время как фотосинтез протекает интенсивно, и ассимиляты откладываются преимущественно в

корне. Вот почему сахаристость этих растений на севере резко повышена по сравнению с урожайным сортом. На юге в условиях более длинного теплого периода растения сахаристых сортов догоняют и обгоняют в росте растения урожайных сортов. В результате вес корня оказывается почти одинаковым. По сбору сахара эти сорта сближаются, и сахаристые получают преимущество. Интересно, что соотношение в поступлении минеральных веществ изменяется. У сахаристых сортов на юге больше поступает калия и магния и меньше кальция. Кроме того, у них усиливается поступление фосфора и ослабляется поступление хлора. На севере у обоих сортов содержание белка одинаково, на юге у сахаристого сорта содержание белка уменьшается и в связи с этим продуктивность живого вещества увеличивается.

С окончанием работы И. Ф. Бузанова разрешается старый спор о скороспелости или позднеспелости сахаристого сорта. Еще недавно Ремер считал сахаристые сорта скороспелыми. Обратной точки зрения, более правильной для наших климатических условий, придерживался Н. И. Орловский. Полученные данные разрешают также вопрос о значении величины листового аппарата изучаемых сортов. Теперь ясно, что кроме природы растений она зависит и от климата, вследствие чего в каждой географической точке соотношения в развитии листьев у разных сортов могут быть различными.

Приведенный материал свидетельствует о том, что у различных форм и сортов свеклы направленность процессов обмена веществ неодинакова. У кормовой свеклы бóльшая, чем у сахарной свеклы, часть ассимилятов, поступающих в корень, используется на ростовые процессы, превращается в вещества опорных тканей. У сахарной свеклы бóльшая часть ассимилятов откладывается в виде сахарозы. Сорта урожайного направления по утилизации ассимилятов несколько приближаются к сортам кормовой свеклы, в то время как сорта сахаристого направления при большем содержании сухого вещества имеют больше белков, мякоти, а в ней пектинов. При вычислении содержания сахаров на сырой вес у сахаристых сортов содержание сахарозы больше, чем у урожайных сортов свеклы. При вычислении на сухой вес получается обратное соотношение: бóльшая сахаристость оказывается у урожайных сортов, поскольку они содержат много сухих веществ.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ САХАРОВ ИЗ ЛИСТЬЕВ В КОРНИ

Руланд (Ruland, 1912) первый развил теорию передвижения сахаров. Исследуя сахара в различных частях черешка (табл. 85), он обнаружил, что содержание сахарозы убывает по направлению к корню. В подтверждение своих данных Руланд приводит аналогичные результаты Линде и оспаривает заключение Стракоша о передвижении сахаров в виде сахарозы. Руланд считает, что при необычайной медленности передвижений сахаров переход из одной

клетки в другую может совершаться только в форме инвертного сахара. Для этого, по его мнению, каждый раз после прохождения через оболочку плазмы должно происходить конденсирование инвертного сахара в сахарозу по способу, аналогичному передвижению транзитного крахмала, который нередко встречается у *Beta vulgaris* в листовых черешках. Руланд признавал два момента, из которых можно исходить в трактовке передвижения сахаров: 1) падение концентрации в тканях каждого отдельно проникающего типа сахара и 2) проницаемость исследуемых живых клеток. Исследуя соотношение глюкозы и фруктозы, Руланд неизменно находил более низкую концентрацию фруктозы, чем глюкозы, у основания черешка по сравнению с верхними его частями и пластинкой листа.

Таблица 85

Локализация сахаров в различных частях черешка (по Ruland, 1912)

Дата	Содержание в *г* на 100 *см*³ сока				Содержание сахарозы в % ко всем сахарам
	сахарозы	инвертного сахара	глюкозы	фруктозы	
Верхняя часть черешка (3/4 длины)					
16/VII	0,20	0,85	0,60	0,25	23,5
20/VII	0,41	2,23	1,25	0,98	18,4
Нижняя часть черешка (1/4 длины)					
16/VII	0,12	0,98	0,83	0,15	15,3
20/VII	0,29	2,33	1,99	0,34	12,6

Соотношение этих сахаров неоднократно связывали с вопросом перемещения сахаров. Линде показал, что в листовой пластинке содержится больше фруктозы, чем глюкозы, однако дальше по черешку, к головке, количество фруктозы убывает. По данным Колена (Colin, 1919), соотношение декстрозы и левулезы в листьях свеклы составляет в пластинке листа 0,87, в центральном нерве — 1,91, в черешке — 5,02; такое же явление отмечено на цикории и топинамбуре.

С критикой этих утверждений выступил Девис (цит. по Colin, 1917—1918). Он указывал, что в листьях присутствуют оптически активные вещества, не осаждаемые уксуснокислым свинцом, которые вращают плоскость поляризации вправо или влево в зависимости от реакции среды. Он считал невозможным известными в то время методами точно определить отдельные компоненты. Позднее в ряде исследований было установлено, что с приближением к головке наблюдается увеличение количества глюкозы и уменьшение количества фруктозы (Parisi, De Vito, 1932).

В опытах Майера, повторенных Руландом, обнаружено, что ткани листьев и черешков свеклы проницаемы для рафинозы, сахарозы, мальтозы и всех гексоз, из которых в этих клетках может синтезироваться крахмал. Для остальных сахаров проницаемость клеток листовой паренхимы неодинакова и непостоянна. Для сахарозы она ниже, чем для моносахаров, для фруктозы несколько выше, чем для глюкозы. Ситовидные трубки не более проницаемы, чем другие клетки. Руланд пришел к заключению, что передвижение сахаров в черешке возможно во всех трех формах. Ткани корня оказались еще менее проницаемыми, чем ткани листьев; легче других сахаров через их клетки проникает инвертный сахар.

Исследуя передвижение сахарозы на втором году жизни свеклы, Руланд пришел к выводу, что сахар движется из корня в виде сахарозы до места потребления, где происходит инверсия сахарозы.

Е. Ф. Вотчал и Х. Н. Починок (цит. по Оканенко, 1940) обследовали топографию сахаров в различных частях черешка, головки и корня. Анализ пучков и паренхимы черешков при тщательном их разделении показал, что сахароза находится преимущественно в пучках и что к основанию черешка количество ее увеличивается (табл. 86).

Таблица 86

Содержание редуцирующих сахаров и сахарозы в черешке

Части черешка	Содержание, %			
	на сырой вес		на сухой вес	
	редуцирующие сахара	сахароза	редуцирующие сахара	сахароза
Верх черешка — пучки	1,00	4,19	6,3	26,50
паренхима	1,22	0,22	17,0	4,00
Основание черешка — пучки	0,89	6,04	4,5	30,40
паренхима	1,07	0,25	11,9	4,03

Изменение количества сахаров в нижней части черешка и в головке показано в табл. 87.

Как и в предыдущих работах, было обнаружено резкое изменение содержания сахаров при вхождении черешка в головку корня. Чем моложе лист свеклы (Янаш), тем меньше падает содержание моносахаров (табл. 88).

В головке как редуцирующие сахара, так и сахароза распределены крайне неравномерно. В периферийной части содержание сахарозы повышается с движением вниз. В центральной паренхиме в верхней части сахарозы бывает больше всего; по мере роста головки растет количество редуцирующих сахаров, по-видимому, за счет гидролиза сахарозы; общее количество сахаров в паренхиме головки уменьшается книзу. В малосахаристой свекле сахара в этой части может не быть совсем. Возможно, что отсюда черпается материал (сахара) для роста новых листьев. Здесь наблюдается высо-

Таблица 87

Содержание сахаров в черешке и головке

Часть растения	Длина пробы, *мм*	Содержание, %			
		на сырой вес		на сухой вес	
		редуцирующих сахаров	сахарозы	редуцирующих сахаров	сахарозы
Черешок	5,2	1,05	2,05	7,18	13,8
	5,3	1,08	2,34	7,11	15,5
	5,2	0,97	2,18	5,85	13,3
Черешок+головка	3,0	1,68	2,53	7,93	11,9
Головка	3,2	0,13	11,20	0,49	43,4
	3,5	0,15	12,40	0,61	48,7
	5,5	0,18	12,90	0,72	51,1
	3,5	0,09	13,20	0,35	52,5

Примечание. Здесь и в следующей таблице пробы взяты по порядку сверху вниз.

кая активность окислительных ферментов и несколько бóльшая, чем в других местах, активность инвертазы.

Значительную роль в передвижении веществ играет уровень осмотического давления в тканях растений. По Чапеку, который является сторонником теории миграции сахаров в виде сахарозы, необходимое падение концентрации сахарозы может происходить вследствие выведения сахарозы из раствора, подобно тому как адсорбируется краска набухшей пластинкой клея. Макен (Maquene,

Таблица 88

Содержание сахаров в местах вхождения черешков в головку

Сорт	Содержание, %			
	редуцирующих сахаров		сахарозы	
	черешок	головка	черешок	головка
Янаш	0,80	0,31	0,80	5,10
	1,81	0,26	0,71	7,70
	2,23	0,24	0,88	9,87
	2,34	0,23	1,21	10,20
	2,65	0,18	1,56	11,90
	—	0,12	—	12,44
Баррес	0,99	0,13	0,21	3,37
	1,53	0,24	0,20	6,33
	1,05	0,18	0,19	6,26
	0,73	0,16	0,20	6,71
	0,64	0,07	0,47	7,33
	0,23	0,06	0,65	7,54

1896) считал осмотическое давление причиной передвижения сахаров. Оно оказалось равным в листьях 12,5—13,5 и в соответствующих корнях 12,5—13,4 *атм*. Если принять во внимание необходимость поправки на повышенную температуру листьев по сравнению с корнями (примерно на 10°С), то в листьях осмотическое давление оказывается даже несколько бо́льшим. По данным А. И. Смирнова (1932), осмотическое давление выжатого сока кубанской свеклы выше в корнях, чем в листьях (табл. 89).

Таблица 89

Осмотическое давление сока листьев и корней кубанской свеклы (по Смирнову, 1932)

Дата	Осмотическое давление, *атм*		Дата	Осмотическое давление, *атм*	
	листья	корни		листья	корни
19/VI	3,98	9,38	29/VII	7,02	14,87
9/VII	6,73	9,67	25/VIII	12,41	—
9/VII	6,49	—	25/VIII	10,46	21,0
29/VII	11,81	—	1/X	10,67	20,0

Для выяснения роли осмотического давления в передвижении веществ надо знать давление в клетках отдельных тканей. Руланд определял эту величину методами плазмолиза, а именно: для листьев — 0,95, для черешков — 0,70 *M* сахарозы.

В. Еременко (1932)[1] исследовал осмотическое давление в клетках эпидермиса листьев сахарной свеклы методом плазмолиза. Абсолютные значения осмотического давления колебались от 9 до 22 *атм*; в начале вегетации осмотическое давление увеличивалось от крайних листьев к центру; позднее максимум устанавливался в средних листьях и в конце вегетационного периода, когда листья первых 3—4 ярусов отмирали, осмотическое давление от крайних листьев к центру понижалось. Оно увеличивалось с утра к полудню и уменьшалось к вечеру.

Оказалось, что в листьях осмотическое давление достигает 36 *атм*, в то время как в корне даже в конце вегетации не превышает 26 *атм*. Эти цифры позволяют думать, что наблюдается некоторый градиент осмотического давления от листьев к корню. Однако одно это не может разъяснить причины перемещения сахаров.

А. Курсанов и М. Казакова (1933) заметили, что при введении сахарозы в черешок интенсивность фотосинтеза листьев не снижается, в то время как при введении моноз снижается, и весьма резко. Если присутствие сахарозы не тормозит фотосинтеза, то, по мнению авторов, отток сахаров в это время идет в виде моносахаров.

---

[1] В. Еременко. Про осмотичне тиснення у листках цукорового буряку. Рукопись, 1932.

Мы считаем, что: 1) отток сахаров в корень происходит только из листьев, не отрезанных от стебля; 2) корни сахарной свеклы, к которым в начале вегетации были привиты листья кормовой свеклы, накопляют сахар в количестве (в процентах), свойственном природе корня подвоя, и наоборот (Оканенко, 1936); 3) в проводящей системе черешков соотношение сахарозы и моносахаров варьирует без определенной закономерности. Это показывает, что накопление сахара в корне есть активный процесс, обусловленный специфическими особенностями тканей корня и всей деятельностью живых клеток. Так, действие на черешок наркотиков и температуры ниже 6°C резко останавливало отток, а покрытие черешка воском, прекращающее доступ кислорода к клеткам, содействовало накоплению сахаров в листьях и черешках (Кертис, 1930). При образовании на одном из цветков большого числа семян или более крупных семян этот плод быстро обгонял в росте остальные плоды, т. е. при одинаковых возможностях транспорта веществ последние поступали в большем количестве туда, где они энергично потребляются. Такое представление о роли живых клеток подтверждает и работа Маскела и Мезона о накоплении сахаров против градиента концентрации во флоэме.

Следует остановиться на гипотезе Менгема, согласно которой направление передвижения веществ определяется количеством имеющихся в плазме веществ, способных адсорбировать ассимиляты. В такой системе, состоящей из жидкой фазы и фазы, которая может адсорбировать растворенное вещество, устанавливается определенное равновесие концентраций этого вещества (сахара) в растворе и на поверхности адсорбента. Изменение количества того или другого приводит к смещению равновесия. Если частицы адсорбента разделены только тонкой прослойкой жидкой фазы, то изменение равновесия между частицами адсорбента, а следовательно, и передвижение будут происходить с большей скоростью. Так как протопласт растительных клеток (в особенности ситовидных трубок) благодаря плазмодесмам представляет одно целое, то волна смещения и восстановления адсорбционного равновесия будет распространяться по всему растению от места образования сахаров в направлении к местам их потребления. Менгем видел природу механизма передвижения в смещении адсорбционного равновесия, связанного с обменом, потреблением и переходом в неподвижное состояние (цит. по Афанасьевой, 1955).

Сходные взгляды на передвижение веществ были развиты А. Л. Курсановым с сотрудниками (Курсанов, 1946; Курсанов, Исаева, Покатенко, 1946). По их данным, отрезки тканей растений поглощают сахарозу в 2—3 раза быстрее, чем глюкозу. Поглощение сопровождается усиленным потреблением кислорода. Используя отрезки тканей, Курсанов и Запрометов (цит. по Курсанову, 1960) наблюдали, что поглощенные вещества передвигаются по тканям с большей скоростью, чем свободные. Это привело их к мысли, что адсорбция является основной причиной передвижения веществ.

Механизм передвижения веществ, по мнению этих авторов, основан на обменной адсорбции ионов и несколько схож с активной функцией протоплазмы, обеспечивающей проникновение ионов в клетку. Поэтому передвижение может происходить только в ионной форме[1]. Сахара предварительно фосфорилируются (Курсанов, 1954; Курсанов и Туркина, 1954) и передвигаются в форме ионизированного сахарозофосфата или соединения с бором. Подобное мнение высказывали и другие авторы. А. Л. Курсанов и М. В. Туркина наблюдали значительное (до 15 *мг* на 1 *г* сухого веса) количество фосфорилированных сахаров в сосудисто-волокнистых пучках. Определения инвертазы показали, что в сосудисто-волокнистых пучках так же как в корнях она менее активна, чем в черешках и листьях. Это позволило авторам предположить, что основной путь превращения сахарозы не связан с гидролитической деятельностью инвертазы (табл. 90).

Таблица 90

Активность ферментов в тканях листа (по Курсанову и Туркиной, 1954)

Часть листа	Инвертаза в *мг* глюкозы	Фосфорилаза в *мкг* фосфора	Фосфатаза в *мкг* фосфора
Листовая пластинка	38,6	257	6600
Проводящие пути	7,4	231	7000
Листовые черешки	15,8	42	5000

Фосфорилаза оказалась весьма активной в проводящих путях, что говорит о возможности интенсивного фосфорно-углеводного обмена именно здесь. Фосфатаза, роль которой может заключаться как в отщеплении фосфорной кислоты от фосфорных эфиров, так и в переносе остатка фосфата на другой акцептор, также присутствует в весьма активном состоянии. Высокая активность этих ферментов в проводящих тканях свидетельствует о большой потенциальной способности тканей осуществлять процессы фосфорилирования, дефосфорилирования и трансферирования фосфорных остатков, что может обусловить механизм передвижения сахаров в ионной форме.

Следующий вопрос, над которым работала группа Курсанова — выяснение природы того соединения, в виде которого сахар передвигается по проводящим путям.

Во второй половине августа и в течение всего сентября в сосудисто-волокнистых пучках, извлеченных из черешков и листьев в различное время суток, определяли сахарозу и редуцирующие сахара (Курсанов, Туркина, Дубинина, 1953); в проводящих путях количество сахарозы и соотношение сахаров были в течение суток по-

[1] По вышеизложенной гипотезе Менгема, передвижение молекул сахара может происходить и путем нарушения адсорбционного равновесия.

стоянными, в то время как в многочисленных опытах других авторов отмечались существенные различия: днем в листьях сахаров было меньше, а утром и вечером больше (табл. 76). Поэтому авторы исследовали движение сахаров по проводящим путям свеклы методом инфильтрации в листовую пластинку сахаров, меченных по углероду (табл. 91).

Таблица 91

Движение сахаров по проводящим путям свеклы

Участок листа	Концентрация изотопа в *имп/мин* на 100 *г* сырого веса через				
	5 *мин*	15 *мин*	30 *мин*	90 *мин*	180 *мин*
Средняя жилка	—	267	379	330	315
Верх черешка	80	144	159	224	162
Основание черешка	0	28	59	144	119

Уже через 5 *мин* изотоп можно было обнаружить в верхних частях черешка, а через 15 *мин* он достигал основания черешка. Поскольку длина черешков составляла 18 *см*, то скорость движения сахаров у свеклы в этот период, очевидно, равна примерно 70—80 *см/ч*, вследствие чего продукты ассимиляции уже через 15 *мин* оказываются в корне[1]. Так как такая скорость движения превосходит скорость перетекания растворов через плазмодесмы ситовидных трубок, а тем более скорость свободной диффузии, то это еще более убеждает авторов в метаболическом характере переноса молекул в проводящей системе.

Канни (Canny, 1962) считает такую высокую скорость передвижения ассимилятов своего рода артефактом. По его мнению, исследователей вводит в заблуждение побочный фактор — диффузия газа $C^{14}O_2$, движущегося в межклеточных пространствах растения перед потоком меченого ассимилята. $C^{14}O_2$ образуется путем разложения определенной части сахарозы, меченной по C^{14}, и в зеленых тканях может быть повторно связан на свету в участках, предшествующих скоплениям сахарозы C^{14} во флоэме.

Чтобы выяснить, в каком виде — в виде моно- или дисахаров ассимиляты передвигаются по проводящим путям, авторы инфильтрировали меченые сахарозу и моносахара (в равной радиоактивности) в листовые пластинки свеклы.

Полученные данные позволили А. Л. Курсанову считать, что сахароза или какой-то продукт, образующийся из нее, больше способен передвигаться по сосудисто-волокнистым пучкам, чем моно-

[1] Авторы определяли скорость оттока из инфильтрированного листа, которую не следует приравнивать к нормальному оттоку. Даже такой малоподвижный элемент, как кальций, и тот быстро передвигается вниз по флоэме при избыточном его содержании.

сахара. Многими экспериментами удалось подтвердить уже установленное другими исследователями (Оканенко, 1936; Willam, 1948) превалирование в содержании сахарозы в сосудисто-волокнистых пучках по сравнению с моносахарами. Дальнейшие исследования М. В. Туркиной (1959) показали, что основным транспортным веществом в проводящих пучках свеклы является сахароза, поскольку она появляется первой после фотосинтеза с $C^{14}O_2$. Кроме того, оказалось, что сосудисто-волокнистые пучки свеклы адсорбируют из раствора во много раз больше сахарозы, чем другие ткани.

Постепенно многие исследователи пришли к заключению, что транспортным веществом у многих растений служит сахароза. У некоторых других растений основным транспортным веществом служат построенные на основе сахарозы галактозидосодержащие сахара — стахиоза, вербаскоза и раффиноза (Приступа, 1959; Курсанов, 1960). Ночью, в условиях, благоприятствующих оттоку, возрастает относительная активность стахиозы и вербаскозы, в связи с чем И. А. Приступа считает эти сахара транспортной формой. Таким образом, по данным И. А. Приступы, подвижные формы ассимилятов имеют не ионную природу, а преобладающая масса веществ ионной природы образуется в корнях.

Однако известны и другие факты: так, у сои наблюдались перемещения радиоактивных глюкозы и фруктозы, правда с меньшей скоростью, чем сахарозы (Vernon, Aronoff, 1952). А. Л. Курсанов, обсуждая расход инфильтрированных сахаров в корне, пришел к выводу, что моносахара используются на синтез клетчатки, и т. д. Следовательно, передвижение некоторых количеств моносахаров происходит.

На основании изложенного следует считать, что миграция сахаров может осуществляться не только в форме сахарозы, но и в виде редуцирующих сахаров, хотя, может быть, и в меньшей степени.

Третий вопрос, над которым работала группа Курсанова, — это конкретизация метаболической теории превращения веществ при передвижении сахаров. Исходная точка зрения заключалась в том, что передвижение органических веществ происходит вследствие своеобразного обмена веществ в проводящих тканях. Интенсивность этого обмена может быть измерена по интенсивности дыхания, поскольку дыхание характеризует общую напряженность обмена веществ проводящих путей.

Интенсивность дыхания тканей сосудисто-волокнистых пучков в 6 раз больше, чем паренхимных тканей черешка, и даже превышает интенсивность дыхания листовых пластинок (Курсанов, Туркина, 1952). Однако сосудисто-волокнистые пучки состоят из неоднородной ткани. Часть их клеток лишена живого содержимого (сосуды, клетки либриформа). Более активны клетки ситовидных трубок, сопровождающие клетки и камбий, но их в сосудисто-волокнистых пучках немного.

Чтобы показать связь между повышением интенсивности дыхания и передвижением веществ, авторы изучили влияние сахарозы на дыхание проводящих путей (Курсанов, Туркина, 1952). Они показали, что дополнительное дыхание, возбуждаемое во флоэме, вызывается не соприкосновением с сахарозой, а является условием передвижения сахарозы.

Исо (Esau, Currier, Cheadle, 1957) полагает, что введение веществ во флоэму — более трудный процесс, чем это предполагают, поскольку не исключена возможность закупорки трубок в месте разреза. У акации, например, полоски коры включают значительное количество паренхимы с хлоропластами. Поэтому следовало бы определить, действительно ли сахар двигался вверх при погружении черешка одним концом в раствор. Следует отметить, что в сосудистых пучках листьев преобладают паренхимные клетки (флоэмная и ксилемная паренхима), которые могут содержать больше сахара, чем ситовидные элементы.

Однако Циглер (цит. по Zimmermann, 1960) установил, что ксилема и флоэма в одинаковой мере обусловливают увеличение дыхания после отделения от окружающей ткани, и пришел к выводу, что высокий уровень дыхания изолированных пучков не имеет непосредственного отношения к перемещению сахаров во флоэме, а пучки в целом или только флоэма не могут проводить быстрее, чем та же ткань после ее умерщвления в жидком азоте.

Насколько общи постулированные взаимосвязи, иллюстрирует опыт (табл. 92) В. Н. Жолкевича, Л. Д. Прусаковой и А. А. Лизандр (1958).

Таблица 92

Передвижение ассимилятов и дыхание проводящих путей в зависимости от влажности почвы

Показатели	Влажность почвы в % от влагоемкости	
	80	35
Удельная радиоактивность листа в *имп/мин* на *мг* сухого веса:		
сразу после введения CO_2	2 945,0	1 714,0
через сутки	410,0	491,0
Радиоактивность всего корня в *имп/мин*	272 044,0	45 102,0
Интенсивность дыхания, *мкл/час* на 1 *г*	34,8	50,3
Длина черешка, *см*	20,0	10,0

Следовательно, при повышенной влажности идет более интенсивный фотосинтез, который сопровождается более интенсивным оттоком. В то же время интенсивность дыхания сосудисто-волокнистых пучков у этого варианта существенно ниже, при том, что флоэма в черешках развита лучше.

Отсутствие ядра в протопласте ситовидных элементов позволяет думать, что связанные с ними паренхимные клетки могут принимать

участие в передвижении веществ, возможно путем реакций, осуществляемых при содействии энзимов, имеющихся в этих клетках и отсутствующих в ситовидных трубках. Некоторые исследования показывают, что определенные паренхимные клетки, связанные с флоэмой, по-видимому, принимают участие в передвижении углеводов из клеток мезофилла в ситовидные элементы. Уоннер (цит. по Esau, Currier, Cheadle, 1957) в мезофилле *Robinia* и *Carpinus* обнаружил фосфорнокислые сахара, а в эксудате флоэмы — только сахарозу. Сопоставив это наблюдение с высокой активностью фосфатазы в сопровождающих клетках и клетках окаймляющей паренхимы, Уоннер решил, что паренхимные клетки расщепляют фосфат и синтезируют сахарозу, которая выделяется в ситовидные элементы. Активность фосфатазы обеспечивает различие уровней концентрации фосфосахаров, уменьшающейся при переходе из мезофилла в связанную с флоэмой паренхиму. Кроме того, необходимо иметь в виду, что и сопровождающие клетки имеют здесь значение, поскольку по специализации физиологических свойств они приближаются к паренхимным клеткам.

Большое внимание было уделено изучению природы дыхания проводящих путей (Курсанов, 1946, 1960; Туркина, Дубинина, 1954; Туркина, 1959). Еще в первых работах М. В. Туркина и И. М. Дубинина показали, что величина дыхательного коэффициента свидетельствует о том, что процесс идет за счет утилизации углеводов. Благодаря ряду исследований и, в частности, исследованиям А. Л. Курсанова, О. А. Павлиновой, Г. Афанасьевой и М. В. Туркиной накопились данные, освещающие характер ферментной системы проводящих тканей.

В проводящих тканях обнаружены альдолаза, апираза, цитохромоксидаза, фосфатаза, фосфорилаза (амино), α-галактозидаза, гексокиназа, гексоизомераза, инвертаза и сукциндегидраза. А. Л. Курсанов характеризует проводящие пути как ткани с «ярко выраженной способностью к активации гексоз через гексокиназную реакцию», что, конечно, требует расхода АТФ. В то же время активные альдолаза и сукциндегидраза свидетельствуют о метаболизме через гликолиз и цикл Кребса. Позже М. В. Туркина (1959) детально исследовала превращение сахарозы в изолированных пучках. Она показала, что сахароза используется частично в процессе дыхания и дает ряд кислот. Среди них идентифицированы лимонная, яблочная, янтарная, фумаровая, α-кетоглютаровая, пировиноградная, оксипировиноградная и щавелевоуксусная, что указывает на функционирование цикла ди- и трикарбоновых кислот. Наличие в пучках также гликолевой, глиоксалевой и щавелевой кислот позволяет думать о вторичных окислительных превращениях на основе яблочной кислоты. Часть этих кислот участвует в реакциях аминирования и дает начало ряду аминокислот.

Полученные данные позволяют считать, что сахароза в проводящих путях частично используется на дыхание. Хотя расход сахарозы может быть и невелик, но он дает достаточное количество

макроэргических фосфатных связей для поддержания активной жизнедеятельности. Однако мы еще не знаем, является ли эта система, сопутствующая сахарозе в проводящих путях, энергетической основой механизма передвижения.

Результаты различных экспериментов приводят к заключению, что механизм транспорта обеспечивается: а) процессами, которые разыгрываются в листовой пластинке в клетках мезофилла при выделении ассимилятов в проводящие элементы, б) процессами, протекающими в проводящих элементах, и в) процессами, происходящими в тканях корня. Первые процессы были изучены А. Л. Курсановым и М. И. Бровченко (1961). Уже в их предыдущей работе с ревенем (Курсанов, Бровченко, Порнитская, 1959) наблюдалось быстрое поступление продуктов фотосинтеза в проводящую систему, которое может быть объяснено только метаболизмом тканей.

А. Л. Курсанов (1966) вскрыл механизм передвижения сахарозы против концентрации из листовых пластинок в сосудистоволокнистые пучки. В тонких окончаниях проводящих пучков, непосредственно адсорбирующих ассимиляты из клеток листьев, содержится активная инвертаза, которая, инвертируя сахарозу соприкасающихся поверхностей листьев, снижает ее концентрацию (как бы всасывает сахарозу из листьев) и тем содействует ее переходу в окончания проводящих пучков. В последних уже на расстоянии нескольких миллиметров происходит обратный процесс перехода инвертного сахара в сахарозу, поскольку инвертаза там исчезает и выявляется сахарозосинтезирующая система. Поэтому во время движения по флоэме пучков сахароза «защищена» от расщепления. На всем пути до клеток запасающей паренхимы сохраняется непрерывность движения сахарозы. В клетках запасающей паренхимы сахароза откладывается. Авторы полагают, что сахароза передвигается по нисходящей концентрации и в корне перепада концентрации нет, с чем трудно согласиться. Австралийские исследователи (Hawker, Hatch, 1965), исследовавшие диски стебля сахарного тростника с помощью меченых сахаров, показали, что сахар в виде сахарозы из проводящей системы поступает во внешнее пространство клетки, в котором находится кислая инвертаза, гидролизующая сахарозу в глюкозу и фруктозу. В метаболическом пространстве (в цитоплазме) происходит фосфорилирование, взаимопревращение гексоз и, возможно, образование фосфорных производных сахарозы. Здесь локализуется нейтральная инвертаза. Третья зона — это пространство запаса, в котором сахара выделяются в форме сахарозы. Таким образом, конечный синтез сахарозы происходит в метаболической и запасной зонах клеток. Вызывает удивление совпадение механизмов перепада концентрации сахарозы, обнаруженных А. Л. Курсановым в начале и австралийскими исследователями в конце транспортного пути. И тем не менее эти представления нельзя полностью перенести на механизм синтеза сахарозы у свеклы, хотя и в последнем случае мы имеем укороченный стебель (головка и шейка свеклы) и инвертазу в клетках.

ФЕРМЕНТАТИВНЫЙ СИНТЕЗ САХАРОЗЫ

ТРАНСФОРМАЦИЯ САХАРОВ У СВЕКЛЫ

Ферментативный синтез сахарозы на кусочках свеклы пытались осуществить уже давно (Löb, de-Brasse, de-Vries). Однако результаты были отрицательные. Неустойчивые и нечеткие данные в отношении синтетического действия инвертазы дали работы Вроблевского, Виссера, Пантанелли, Коля (цит. по Blagowestschenski, 1914). Эти авторы в качестве субстрата для действия фермента брали инвертный сахар или смесь глюкозы и фруктозы, препарат фермента был фабричный или изготовлялся из дрожжей. Колен был одним из первых исследователей, планомерно исследовавших динамику и трансформацию сахаров у свеклы параллельно с определением активности инвертазы. Он предполагал возможность конденсации двух моноз в корне свеклы, а затем, когда убедился, что сахароза образуется в листе, что активность инвертазы наиболее высока в листе, уменьшается в черешках и падает до нуля в корне и что редуцирующих сахаров в корне свеклы очень мало, несколько изменил свои взгляды. В корень, по его мнению, могут поступать и редуцирующие сахара и сахароза. Конденсация редуцирующих сахаров там происходит при помощи «диастатического» фермента (Colin, 1915, 1917, 1920—1921).

Следующим этапом в развитии представлений о синтезе сахарозы можно считать работы А. Н. Баха, А. И. Опарина (1937) и их учеников (Курсанов, 1940). Критический анализ многих исследований привел их к мысли, что пестрота полученных результатов в опытах с ферментативным изучением превращений обусловливается разнообразием среды: так, коагулирование, сопровождаемое адсорбцией фермента, инактивировало его, а растворение осадка восстанавливало активность. Это позволило заключить, что гидролитически активна только та часть фермента, которая находится в растворе. А. Л. Курсанов, вводя в листья фруктозу и глюкозу, обнаружил нарастание содержания сахарозы (синтетическое действие), а вводя сахарозу — нарастание количества моносахаров (гидролитическое действие). Соотношение величин гидролитического и синтетического действия, направленность ферментного действия соответствовали соотношению моносахаров и сахарозы в листе до опыта. Введение инвертазы содействовало увеличению как гидролитического, так и синтетического действия. Сумма гидролитической и синтетической активности изменялась мало. Это привело автора к заключению, что в клетке почти всегда находится постоянное количество фермента. Одна часть его пребывает в растворимом «микрогетерогенном» состоянии, а другая — в адсорбированном, т. е. связана с коллоидами плазмы.

Вследствие изменения физико-химических процессов, возникающих в результате динамики жизненных явлений, происходят значительные (но обратимые) изменения в состоянии коллоидов и сте-

пени их дисперсности, что, в свою очередь, связано с переходом того или иного количества фермента в свободное или связанное состояние; превалирование растворимых форм его будет сопровождаться гидролитическим действием, в адсорбированных — синтетическим.

Однако в условиях инфильтрации наблюдается большая скорость превращения сахарозы. Так, в наших опытах (Оканенко, 1931) при изучении превращения сахарозы in vivo путем ее засасывания в срезанные листья свеклы в полдень, в момент водного дефицита, скорость превращения сахарозы была в несколько раз больше, чем в подсчетах А. Л. Курсанова (1940). Гидролизующая способность у сахарной свеклы выше, чем у кормовой, как в условиях in vivo, так и in vitro. У молодых листьев эта способность выше, чем у старых, также в обоих случаях, но в случае in vitro эта разница еще больше. Для различных биологических рас — неподвядающей и подвядающей — получилась иная картина: в условиях in vivo гидролитическая активность значительно выше у подвядающей расы, а в условиях in vitro — ниже, чем у неподвядающей.

Первичный синтез сахарозы происходит в листе. Довольно сложный механизм этого синтеза будет освещен ниже, а теперь перейдем к вопросу о возможности синтеза сахарозы в других органах.

Результаты исследований А. Л. Курсанова с сотрудниками (Курсанов, Исаева, Покатенко, 1946) позволили авторам считать, что корни свеклы приобретают способность к синтезу в том случае, когда имеющаяся в них инвертаза адсорбирована; участки, обладающие наибольшей адсорбирующей способностью, были наиболее сахаристыми, т. е. оказалось, что между накоплением сахарозы и адсорбирующей способностью тканей корня существует прямая зависимость. Было показано, что ткани растений способны поглощать ферменты, сахара, аминокислоты и т. д.

Поглощение в первые минуты идет быстро, а затем ослабевает и протекает неодинаково у различных растений. Например, кусочки корня свеклы насыщаются инвертазой за 3 *ч*, а кусочки листьев рдеста (*Potamogeton*) за 1 *ч*. Способность к поглощению увеличивается с усилением жизнедеятельности: живая ткань корня свеклы поглощала количество инвертазы, эквивалентное образованному ею, — 62,8 *мг* инвертного сахара на 1 *г* свежего веса, замороженная — 26,8 *мг*, а убитая нагреванием не поглощала вовсе.

Любопытно, что у листьев рдеста количество адсорбированной инвертазы сильно возрастает на свету при пропускании CO_2. Что же касается корней свеклы, то способность к адсорбции инвертазы у них начинается только на 50-й день после посева, достигает максимума на 80—90-й день, что совпадает с усилением сахаронакопления, и ослабевает к 130—140-му дню, в то время как естественная инвертаза, будучи активной в молодом растении, существенно понижает активность к 60-му дню и дальше к концу вегетации. Ав-

торы толкуют это явление так: инвертаза, адсорбируясь, теряет способность к гидролитическому действию и тем способствует работе сахаросинтезирующей системы, т. е. адсорбция и десорбция инвертазы являются одним из видов регулирования энзиматических процессов. Можно полагать, что синтез сахарозы осуществляется в самом корне. Н. М. Сисакян с сотрудниками наблюдал, как в период интенсивного сахаронакопления возрастает адсорбирующая способность тканей корня и уменьшается адсорбирующая способность листьев, сопровождающаяся усилением распада сахарозы (Сисакян, Нуждин, 1944).

Однако постановка этих работ такова, что было бы неправильно приписывать инвертазе ответственную роль за синтез сахарозы. Скорее, инвертаза была показателем состояния плазменных коллоидов (их адсорбционной способности), которое могло воздействовать и на ферментные системы, обусловливающие синтез сахарозы.

Многие исследователи пытались, используя метод вакуум-инфильтрации, выяснить, происходит ли синтез сахарозы в корне. В. Г. Коваленко (1938) сообщает, что ей удалось наблюдать в головке свеклы синтез сахарозы из глюкозы в смеси с фруктозой.

А. С. Оканенко исследовал локализацию сахарозы в тканях головки свеклы и обнаружил настолько значительное варьирование в распределении сахарозы, что оно могло искажать результаты вследствие малых количеств инвертного сахара, которые инфильтрировали в кусочки экспериментального материала. Кусочки симметричных тканей корня можно подобрать с более равномерной сахаристостью. Б. А. Рубин и О. Т. Лутикова (1937), А. И. Опарин (1937), используя более концентрированные растворы моносахаров, добились синтеза сахарозы в корнях сахарной и кормовой свеклы. О положительных результатах сообщает и В. Е. Соколова (1951, 1954). Полученные этими авторами данные представлены в табл. 93.

Таблица 93

Синтез сахарозы в листьях и корнях свеклы

Объект	Время определения	Синтез сахарозы в *мг* глюкозы на 1 *г* сырого веса в 1 *ч*	Авторы
Головка корня	Зима 1936—весна 1937 г.	5,12	А. И. Опарин и Н. Н. Дьячков
Средняя часть корня	То же	13,35	То же
То же	»	7,10	»
»	»	3,70	»
Корень	Вегетация 1936 г.	2,86	Б. А. Рубин и О. Т. Лутикова
Лист	То же	1,14	То же
Лист	7/VIII 1948 г.	0,69	В. Е. Соколова
Корень	7/VII 1948 г.	1,72	То же
То же	24/VIII 1948 г.	2,1 (до 4,01)	»
»	21/IX 1948 г.	1,35 (до 3,50)	»

Интенсивность синтеза сахарозы в корнях колеблется весьма существенно и варьирует от 0,69 до 14,86 *мг* в 1 *ч* на 1 *г* сырого веса. При этом следует отметить, что вследствие высоких концентраций моносахаров (до 0,6 *М*, а иногда и до 0,8 *М*) удалось вводить их до 10 *мг* на 1 *г* сырого веса. Поскольку величины полученных синтезов в 3—4 раза перекрывают различия в сахаристости параллельных проб, В. Е. Соколова категорически настаивает на реальности полученных ею данных.

В листьях, как и в корнях, температурные оптимумы превращения углеводов смещаются по мере развития растений в соответствии с колебаниями температуры в течение вегетации. Так, в первую половину вегетации (июнь—август) максимальный синтез в листьях протекает при 40—45°С, в середине августа — при 20°С, в начале сентября — при 10°С[1]. Максимальный распад сахарозы перемещается от 20°С в начале июня к 40°С в начале июля, к 30°С в середине августа и к 20°С в начале сентября. Максимальный синтез сахарозы в корнях от 40°С, отмеченный в июле, к концу августа понижается до 20°С (Соколова, 1954), т. е. он до некоторой степени совпадает с уровнем распада сахарозы в листьях[1].

Процессы превращения сахаров идут на довольно высоком уровне в широком интервале температур. Такая гибкость организма позволяет ему расти в различных географических зонах.

Н. М. Сисакян и Н. И. Нуждин (1944) пришли к выводу, что интенсивность сахаронакопления в корне сопровождается интенсивным распадом сахарозы в листьях. Это косвенно свидетельствует о возможности синтеза сахарозы в корне.

У А. Л. Курсанова и О. А. Павлиновой (1952) возникли сомнения в возможности определения синтеза сахарозы в корне, поскольку им удалось вводить в ткани корня не более 0,9—2,6 *мг* сахаров на 1 *г* сырого веса, что составляло от 0,5 до 1,0% от собственного запаса сахарозы в этих тканях. Подсчеты показали, что даже при полном превращении инфильтрированных сахаров в сахарозу определение их возможно только в пределах ошибки опыта (табл. 94).

Таблица 94

Синтез сахарозы из смеси глюкозы и фруктозы в корнях свеклы

Дата	Содержание редуцирующих сахаров, *мг*	Введено моносахаров, *мг*	Прирост или убыль моносахаров в *мг* на 1 *г* сырого веса за 2 *ч*
7/VII	3,1	1,05	0
26/VII	3,0	1,10	—0,2
15/VIII	2,4	2,75	—0,3
27/VIII	4,2	2,80	+0,2

[1] В противоположность этому Ван (Wand, 1960) наблюдал максимальный синтез сахарозы в листьях пшеницы при 7° С (цит. по Vernon, Aronoff, 1952).

Авторам не удалось обнаружить такой убыли моносахаров, какая могла бы быть истолкована как синтез сахарозы. Такие же результаты были получены в опытах с головкой свеклы. Это привело авторов к заключению, что синтез сахарозы происходит не в корнеплодах, а в листьях; в листовых черешках, инфильтрированных смесью моноз, практически не обнаружено синтеза сахарозы. Виллам (Willam, 1948) наблюдал синтез сахарозы в сосудистых пучках. Чтобы подкрепить этот вывод, авторы исследовали дыхание различных тканей при введении в них глюкозы и фруктозы. Оказалось, что наиболее интенсивно дышит лист; черешки, головка и корень дышат слабее. Так как для синтеза сахарозы из моносахаров необходима дополнительная затрата энергии, что замечено только у листьев и не замечено в корне и головке, то авторы пришли к заключению, что последние неспособны к синтезу сахарозы.

В. Е. Соколова возражала против этого утверждения, ибо связь между синтезом сахарозы и процессом дыхания не столь прямолинейна, как пишут А. Л. Курсанов и О. А. Павлинова, а введение фруктозы, глюкозы и фруктозы-1-6-дифосфата хотя и повышает дыхание, но синтеза сахарозы в корне не изменяет. Действительно, у растений, откладывающих ассимиляты в подземных частях, конечный синтез этих веществ происходит там же (крахмал у картофеля и др.), хотя первичный синтез протекает в листьях. Тогда наблюдается такая последовательность превращения ассимилятов: первичный синтез в листьях, распад в листьях и конечный синтез в корнях. Вполне возможно, что здесь происходит излишняя затрата энергии. Однако раз такие процессы существуют и раз они выдержали экзамен эволюции, то они целесообразны для растений.

В. Е. Соколова подсчитала, что хотя затрата энергии и происходит, она не так велика. Так, например, если при распаде 1 *г/М* сахарозы выделяется 6500 *кал,* то на все последовательные процессы: синтез, распад и новый ресинтез сахарозы — потребуется около 13 000 *кал.* На крупный корень, содержащий 90 *г* сахарозы, затрачивается энергии: $\frac{13000 \times 90}{342} = 3411$ *кал.* При окислении 1 *г* глюкозы освобождается 3744 *кал* свободной энергии, что может быть обеспечено 0,9 *г* глюкозы, на синтез которой растение затрачивает около 8 *ч.*

В дальнейшем А. Л. Курсановым (1954) и О. А. Павлиновой (1954) был использован метод вакуум-инфильтрации в сочетании с распределительной хроматографией и с изотопным методом. В листья и корни инфильтрировали радиоактивные сахара. Результаты определения синтеза в листе показали, что за 3 *ч* из 3,82 *мг* моносахаров 2,62 *мг,* или 70%, превратились в сахарозу. На радиограмме видно, что с течением времени яркость пятна сахарозы увеличивается, а моносахаров слабеет (рис. 52). Все это подтверждает данные многочисленных исследователей о том, что в листьях свеклы происходит синтез сахарозы. Менее ясная картина наблюдается

Таблица 95

Синтез сахарозы в корне сахарной свеклы из моносахаров, меченных по C^{14} (по Курсанову и Павлиновой, 1952)

Дата	Вес корня, *г*	Введено моносахаров в корень на 1 *г* сырого веса корня		Синтезировано сахарозы за 3 *ч* на 1 *г* сырого веса корня		Могло быть синтезировано сахарозы в корне за одни сутки		Осталось моносахаров через 3 *ч* в тканях корня			Расход моносахаров за 5 *ч* в % от количества введенных сахаров
		имп/мин	*мг*	*имп/мин*	*мг*	*г*	%	*имп/мин*	*мг*	%	
11/VII	9,0	4625	2,53	1617	0,88	0,063	0,7	1490	0,82	68	98
22/VII	25,0	4958	2,67	958	0,52	0,10	0,40	1730	0,93	65	—
7/VIII	148,0	4563	2,50	562	0,31	0,36	0,24	1791	0,98	61	60
27/VIII	290,0	5250	2,45	543	0,25	0,58	0,20	4875	2,37	8	35
28/IX	580,0	4500	3,00	167	0,12	0,58	0,10	2833	1,88	37	31
14/X	700,0	2562	2,62	42	0,04	0,21	0,03	2416	2,47	6	17

в корнях (табл. 95). Заметный синтез сахарозы происходит только в молодых корнях—0,88 *мг* за 3 *ч,* т. е. в 3 раза слабее, чем в листьях. С возрастом интенсивность синтеза сахарозы в корнях быстро уменьшается и в октябре падает до нуля[1]. Эти данные убедили авторов в том, что корень лишен способности синтезировать сахарозу.

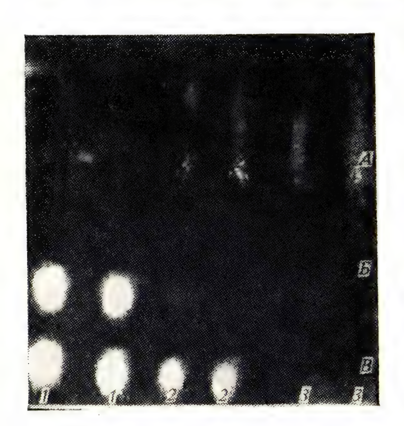


Рис. 52. Радиоавтограмма образования сахарозы в корне свеклы в июле (по Курсанову и Павлиновой, 1952):

А—сахароза; *Б*—глюкоза; *В*—фруктоза; 1—корни зафиксированы сразу после инфильтрации глюкозы и фруктозы; 2 — через 2 *ч*; 3 —через 5 *ч*

В то же время корень энергично использует моносахара, введенные в ткани. У молодых корней через 5 *ч* обнаруживались только следы радиоактивной глюкозы и фруктозы. Сахара использовались, по-видимому, на дыхание, на образование пектиновых веществ, целлюлозы и гемицеллюлозы. Последнее подтверждается более быстрым исчезновением поступившей в корень глюкозы по сравнению с фруктозой. С возрастом темп использования моносахаров корнем уменьшается. Однако анализ табл. 95 показывает, что, несмотря на незначительные величины синтеза сахарозы в корне, в течение суток может быть синтезировано такое количество, которое близко к наблю-

[1] С возрастом в клетках корня резко уменьшается количество протоплазмы (она остается в виде пристенного слоя); все остальное пространство занято вакуолей с сахарозой. Это должно тормозить синтез сахарозы.

дающимся величинам синтеза в природе (см. подсчитанную нами последнюю графу табл. 95).

Мы с Гродзинским и Нагорной в высечке из корня наблюдали инфильтрацию глюкозы, меченной по всем углеродным атомам. После 5-часовой экспозиции 50% меченых атомов было во фракции спирторастворимых веществ и сахаров. Особенно много меченого углерода было в сахарозе.

С этим хорошо согласуются результаты работы Г. Х. Молотковского (1958), в которой корни свеклы без листьев росли хвостиками вверх. При этом корни увеличивались в весе, возникали новообразования «кряжи» и наплывы. Эти процессы протекали за счет сахарозы, содержавшейся в корне в момент посадки. В новообразованиях сахарозы содержалось больше, чем в старых частях.

Эти опыты, повторенные А. С. Оканенко и Т. В. Шверцель (Оканенко, 1965), показали, что в старых корнях наряду с резким уменьшением содержания сахарозы увеличивается количество моносахаров, которое достигает уровня сахарозы; в новообразованиях присутствует столько редуцирующих сахаров, сколько в молодой свекле, в среднем около 0,2%. Можно предполагать, что сахароза в старых корнях превращается в редуцирующие сахара, и последние мигрируют в растущие новообразования, где снова синтезируется сахароза. Это предположение вероятно уже потому, что в новообразованиях сахарозы больше, чем в корнях (табл. 96). Новообразования сохраняли черты структуры корня сахарной свеклы, чередование зон пучков и паренхимы было правильным (рис. 53).

Виллам (Willam, 1948) на основании своих опытов заключил, что в листьях образуются редуцирующие сахара, которые при всту-

Таблица 96

Содержание сахаров в корне и в новообразованиях обезглавленных корней, выращенных в перевернутом положении (определение 14/XII 1961 г.)

Части корня	Содержание сахаров в % от сырого веса				
	в момент посадки корней		после уборки корней		
	моносахара	сахароза	моносахара	сахароза	сумма сахаров
Тело корня № 1	0,46	17,9	2,57	1,67	4,24
№ 6	0,47	16,9	2,61	2,56	5,17
№ 18	0,49	15,4	1,64	3,10	4,74
№ 21	—	—	2,26	1,75	4,01
Кряжи: № 1	—	—	0,01	1,63	1,64
№ 6	—	—	0,51	5,07	5,58
№ 18	—	—	0,09	1,19	1,28
№ 21	—	—	0,28	2,38	2,66
Наплывы: № 1	—	—	0,16	1,15	1,31
№ 4	—	—	0,09	2,01	2,10
№ 18	—	—	0,02	0,38	0,40

плении в проводящую систему полимеризуются в сахарозу. Последнее было доказано тем, что сосудисто-волокнистые пучки черешков при погружении их в раствор редуцирующих сахаров полимеризуют их в сахарозу, паренхимные ткани пучков лишены этой способности. По проводящим тканям движется только сахароза. Черешки





Рис. 53. Наплывы и кряжи на корнях, растущих без листьев в перевернутом положении:
Слева — общий вид; справа — разрез через наплыв

обладают фотосинтетической способностью и накапливают редуцирующие сахара в паренхиме, откуда они диффузно могут поступать в корень. Площадь проводящих пучков в головке на единицу поверхности в 2,5 раза больше, чем в черешках (табл. 97). Если в

Таблица 97

Площадь паренхимы и пучков в черешке и головке

Место среза	Площадь, $см^2$			Поверхность пучков / общая поверхность
	общей поверхности	поверхности паренхимы	поверхности пучков	
Поперечный разрез через среднюю жилку	0,304	0,280	0,024	0,08
Поперечное сечение:				
верхней части черешка	1,068	1,000	0,068	0,06
нижней части черешка	1,120	1,000	0,120	0,10
Поверхность сечения через верхушку	7,800	6,000	1,800	0,23

нижней части черешков содержится около 4% сахарозы, то в головке ее содержание составляет около 12%, т. е. наблюдается корреляция между развитием пучков и сахаристостью. Исходя из этих фактов, Виллам развивает свою теорию сахарогенеза, которая за-

ключается в том, что сахароза образуется при выходе из листьев в черешки и поступает в головку в соответствии с развитием пучковой ткани корня, т. е. корень является резервуаром запаса. В пластинках и черешках кормовой свеклы автор не обнаружил фруктозы, а в пучках черешков обнаружил значительно меньше сахарозы, чем у сахарной свеклы. Дальнейший подъем сахаристости автор связывает с усилением дифференциации 3—5 колец периферической зоны.

Бужи (Bougy, 1951) повторил опыты Виллама. Он показал, что в головке у основания черешков в сосудистых тканях содержится много редуцирующих сахаров — 1,10 *г* на 100 *г*. Год спустя эти результаты подтвердил Виллам, а в 1953 г. подобные данные получили Шнейдер и Гоффман-Вальбек (Schneider, Hoffmann-Walbeck, 1953). Таким образом, корни получают значительное количество редуцирующих сахаров, которые они трансформируют в сахарозу. В тканях остается около 0,1% редуцирующих сахаров.

Исходя из представления о растении как о едином организме, Бужи считает, что головка корня не может не принимать редуцирующие сахара, которые находятся у ее начала в сосудах у основания черешков.

РОЛЬ ФОСФОРНЫХ ЭФИРОВ В СИНТЕЗЕ САХАРОЗЫ

Другое направление исследований сложилось в связи с выяснением важной роли фосфорных эфиров сахаров. Основанием для этого послужил тот факт, что фруктозный остаток в молекуле сахарозы находится в фуранозной форме, а в водном растворе фруктоза находится в более устойчивой пиранозной форме. В растениях всегда рядом с большим количеством неактивной формы содержится некоторое количество γ-фруктозы; между этими формами существует определенное равновесие. А. И. Опарин и А. Л. Курсанов предположили, что фосфорилирование фруктофуранозы (у шестого углерода) должно фиксировать фуранозную форму и таким образом может создаваться необходимая концентрация фуранозной формы фруктозы. Используя такой путь эстерафикации фруктозы для стабилизации ее γ-формы применением фосфата и фосфатазы, кроме компонентов инверта и инвертазы они наблюдали уменьшение редуцирующей способности и отклонение угла вращения вправо, т. е., по их мнению (в то время), это был синтез дисахарида.

Так возникла мысль об участии фосфорных эфиров в синтезе сахарозы. Положенные в ее основу соображения об участии фосфорных эфиров оказались плодотворными.

А. Л. Курсанов и Н. Н. Крюкова (1939) обнаружили, что в листьях свеклы при недостатке фосфора ослабляется синтез сахарозы и параллельно снижается образование гексозомонофосфата. Буркард и Нейберг (Burkard, Neuberg, 1934) выделили из листьев сахарной свеклы гексозомонофосфат, состоящий из глюкозофосфата и фруктозофосфата. В корне обнаружены только следы, а в бот-

ве много органически связанного фосфата. Глюкоза и фруктоза при действии дрожжей дают один и тот же гексозодифосфорный эфир и, следовательно, при фосфорилировании могут переходить одна в другую. Н. М. Сисакян (1936) наблюдал на ранних фазах роста растения высокую способность к синтезу, к концу вегетации усиливалась гидролитическая активность. Недостаток фосфора сопровождался снижением синтезирующей способности инвертазы в листьях, задержкой в них сахара и уменьшением накопления сахарозы в корнях.

Большое влияние на дальнейшие работы оказало открытие Парнасом фосфорилазы гликогена, в присутствии которой из гликогена образуется эфир (глюкозо-1-фосфат). Позже была обнаружена фосфорилаза в дрожжах: гликоген + фосфат ⇄ глюкозо-1-фосфат. В 1940 г. в семенах гороха и в клубнях картофеля нашли фосфорилазу, превращающую крахмал в глюкозо-1-фосфат (г-1-ф) и обладающую обратимым действием. Такая же крахмальная фосфорилаза была обнаружена А. Л. Курсановым и О. А. Павлиновой (1948) и в листьях и корнях свеклы. Однако выяснилось, что синтез крахмала при посредстве такой фосфорилазы осуществляется не до конца: образуются только неразветвленные цепочки амилазы.

В 1942 г. появилась работа Б. О. Когана, Ш. Н. Ляткера и Э. М. Цфасмана, в которой авторы описали ослизнение соков на сахарных заводах, производимое микробом *Leuconostoc mesenterioides,* который превращает сахарозу в декстриноподобную слизь. Авторам удалось обнаружить г-1-ф, поэтому они трактуют это явление как фосфоролиз сахарозы. Позже другие авторы (Doudoroff, Kaplan, Hassid, 1943) описали фосфоролиз сахарозы под влиянием сухих препаратов *Pseudomonas saccharophila.*

Сухие клетки этого организма содержали энзим, катализирующий распад сахарозы в присутствии неорганического фосфата с образованием г-1-ф и фруктозы. Эта реакция обратима. Та же сахарозная фосфорилаза при повышении концентрации исходных продуктов (г-1-ф и фруктозы) катализирует синтез сахарозы.

Сухие бактерии содержат гидролитический энзим — инвертазу, конкурирующую с фосфорилазой при гидролизе сахарозы. Сернокислый аммоний удаляет большую часть инвертазы. Используя очищенный препарат сахарозной фосфорилазы и смесь г-1-ф, Хасид, Дудоров и Баркер (Hassid, Doudoroff, Barker, 1944) выделили в кристаллическом виде дисахарид, который оказался идентичен сахарозе. Процесс этот был открыт у бактерий, однако оказалось, что он имеет место и у высших растений, механизм его такой же.

Подобно процессу фосфоролиза крахмала, образование г-1-ф и фруктозы из сахарозы и ортофосфата есть результат фосфоролитического выделения глюкозы из молекулы сахарозы, которую разрушает вода, участвующая в реакции. Обратная реакция образования сахарозы — результат дефосфорилирования — конденсации двух моносахаров. Обратимый фосфоролиз с сахарозой представляется так: сахароза + H_3PO_4 ⇄ глюкозо-1-фосфат + фруктоза. Ка-

тализация реакции больше благоприятствует распаду, чем синтезу сахарозы.

Изучение многих растений показывает, что при синтезе сахарозы происходят реакции, в которых фосфатные эфиры глюкозы или фруктозы могут служить субстратом.

До сих пор образование и распад синтетических дисахаридов с помощью сахарозной фосфорилазы мыслились как реакция, в которой основным продуктом или субстратом для энзима является г-1-ф. Дальнейшие работы обнаружили, что г-1-ф представляет скорее один из доноров глюкозы для энзима. Сам энзим является не только фосфорилазой, но и трансглюкозидазой и способен быть посредником в переносе глюкозы от субстрата к акцептору. Дисахарид, таким образом, может синтезироваться и подвергнуться распаду в порядке обмена одной глюкозидной цепи на другую. Об этом механизме стало известно впервые при вовлечении радиоактивного фосфата. При условии, что неактивный г-1-ф и ортофосфат, меченный по фосфору (P^{32}), примешаны к препаратам сахарозной фосфорилазы в отсутствие кетозных сахаров, между органической и неорганической фракциями фосфата наблюдалось быстрое перераспределение изотопа. Глюкоза ингибирует сахарозную фосфорилазу и реакцию обмена. Это говорит о конкуренции между глюкозой и фосфатом. Следовательно, энзим обратимо связывается с глюкозной частью г-1-ф, выделяя фосфат по уравнению: г-1-ф + энзим $\rightleftarrows$ глюкозо-энзим + фосфат.

Поскольку глюкоза в свободном виде не появляется, то следует думать, что комплекс глюкоза-энзим сохраняет энергию связи г-1-ф. А в связи с этим можно ожидать, что комплекс глюкоза-энзим может обменивать глюкозу не только на фосфат, но и на другие акцепторы, например сахара. Было показано, что если таким акцептором окажется фруктоза, то в бесфосфатной среде сахарозная фосфорилаза образует сахарозу следующим образом:

глюкозо-энзим + фруктоза $\rightleftarrows$ энзим + глюкозо-1-фруктозид
(сахароза)

В прямой и обратной реакции энзим действует как донор и как акцептор глюкозы и, таким образом, может катализировать обмен эстерного блока. Эти факты показали, что энзим должен обладать способностью к гидролизу и синтезу сахарозы и без участия фосфата.

Функция сахарозной фосфорилазы как агента переноса глюкозы подтверждается тем, что энзим катализирует обмен глюкозидных блоков между двумя различными сахарами в отсутствие фосфата. В частности, из d-глюкозо-1-ксилокетозида в результате обменной реакции с фруктозой была получена сахароза и ксилокетоза:

d-глюкозидо-1-кетоксилозид + энзим $\rightleftarrows$ ксилокетоза + глюкозо-
энзим $\rightarrow$ сахароза + энзим
$\uparrow\downarrow$ фруктоза

Этот энзим является, строго говоря, не фосфорилазой, а переносчиком глюкозы на различные акцепторы (в том числе и фосфат),

т. е. трансглюкозидазой — энзимом, катализирующим перенос богатых энергией остатков глюкозы, связанных глюкозидно, с одного акцептора на другой.

Если в клетках действует многоэнзимная система (крахмальная и сахарная фосфорилазы), то возможно превращение крахмала в сахарозу и обратно через общий для них г-1-ф.

Естественно, что существенные преимущества заключаются в реакциях трансферирования, в которых фермент переносит богатые энергией остатки сложных молекул без их освобождения на другие акцепторы (другие компоненты молекул). Свободные моносахара не переносятся в подобных реакциях; они должны предварительно подвергнуться активированию. Последнее происходит в процессе дыхания и заключается в переносе богатого энергией остатка фосфорной кислоты с АТФ на глюкозу и превращении последней в г-6-ф с включением в нее около 3000 *кал* на 1 *г/М* при посредстве гексокиназы. Монофосфорные эфиры, подвергнутые повторному фосфорилированию через АТФ, превращаются в дифосфорные с еще более высоким энергетическим уровнем. Таким образом, гексозофосфорные эфиры — одни из соединений, которые представляют довольно устойчивую форму богатых энергией остатков сахаров, способных переноситься в обменных реакциях без изменения свободной энергии в системе. Из этих соединений наиболее часто встречается г-1-ф. Различные соединения в своих глюкозидных связях удерживают разное количество энергии. В частности, у сахарозы глюкозидно-фруктозидная связь особенно богата энергией (6500 *кал*), поэтому она может вовлекаться в наиболее широкий круг реакций.

Гексозофосфорные эфиры, накапливающие энергию в своих связях, образуются не только за счет энергии света при фотосинтезе, но и в темноте, за счет энергии, образующейся при дыхании. Поэтому многие исследователи полагали, что сахароза образуется за счет этих эфиров. Однако эксперименты А. Л. Курсанова и О. А. Павлиновой (1948), подвергавших листья свеклы инфильтрации гексозофосфорными эфирами и свободными сахарами в различных сочетаниях, показали, что в том случае, когда оба компонента фосфорилированы, синтез идет не сильнее, а слабее, чем из свободных сахаров или в случае, когда один из компонентов фосфорилирован. В той же работе А. Л. Курсанов и О. А. Павлинова обнаружили более интенсивный синтез сахарозы из мальтозы, особенно если вместе с ней вводилась фруктоза. Это позволило им предположить, что синтез сахарозы у высших растений может происходить путем переноса богатых энергией остатков глюкозы — соединений с 1,4α-глюкозидными связями — на фруктозу по типу трансглюкозидирования.

Ф-1,6-ф, использующийся в процессе дыхания, может служить энергетическим материалом для образования соединений с макроэргическими связями, что в конечном итоге приводит к г-1-ф, из которого образуются соединения с 1,4α-глюкозидными связями

(крахмал, полисахариды), которые, в свою очередь, служат источниками богатых энергией остатков глюкозы:

$$\begin{array}{rcl} \text{фруктозо-1,6-фосфат} & \xrightarrow{\text{дыхание}} & \text{АТФ} \\ & & \downarrow \\ & & \text{г-6-ф} \\ & & \downarrow\uparrow \\ & & \text{г-1-ф} \\ & & \downarrow\uparrow \\ & \text{сахароза} \rightleftarrows \text{фруктоза} & + \text{полисахариды} \end{array}$$

А. Л. Курсанов полагает, что о возможности такого синтеза свидетельствует открытие крахмальной фосфорилазы в листьях и корнях сахарной свеклы (Курсанов, Павлинова, 1948). Попытки обнаружить в реакционной смеси сахарозу оказались неудачными — наблюдалась только иодная реакция.

Присутствия активного крахмалосинтезирующего аппарата в листьях свеклы следовало ожидать, поскольку в них всегда в некотором количестве содержится крахмал. Неожиданным является присутствие фосфорилазы (Р-энзима и Q-энзима) в корнях сахарной свеклы, в которых крахмал отсутствует. По данным С. Е. Гомоляко (1954), некоторое количество крахмала образуется в головке и эндодерме корня. Авторы предполагали, что при содействии фосфорилазы здесь образуются 1,4α-глюкозидные связи, но процесс не заканчивается синтезом крахмала вследствие присутствующего здесь второго энзима (трансглюкозидазы), способного переносить остатки глюкозы на фруктозу. Относительно низкое положение равновесия для крахмала в системе г-1-ф→крахмал, которое создает свекловичная фосфорилаза (95 : 5), существенно отличает этот фермент от картофельной фосфорилазы, доводящей реакцию до отношения 23 : 77.

Бужи и Жиллет (Bougy, 1951) пытались определить образование сахарозы по содержанию фосфорных эстеров в разных тканях свеклы, которая, в отличие от других растений, характеризуется большим количеством фосфорных эстеров гексоз в сосудистых пучках. В пучках корней, в отличие от листьев, отношение органического фосфора к неорганическому меньше, чем в паренхиме. В головке обмен фосфорной кислоты, который обычно сопровождается синтезом сахарозы, особенно интенсивен, а в корне слаб. Позже, сопоставляя синтез сахарозы и функцию фосфорных эстеров, Бужи получил данные, которые мы приводим в табл. 98.

Подобные отличия наблюдаются в черешках между паренхимными и проводящими тканями. В резервных органах, когда нет движения сахаров, Р-эстеры исчезают. На втором году наступает обратный процесс, т. е. движение сахарозы из корня вверх в форме Р-эстеров (Drachovská, Šandera, 1959).

С другой стороны, известно, что и гидролитические ферменты могут терять активность, переходя в связанное состояние. Н. М. Сисакян и А. М. Кобякова показали, что особенно богаты связанными

Таблица 98

Количество фосфорных соединений в разных тканях сахарной свеклы

Ткани	Содержание фосфора в % на сырой вес		Фосфор органический: фосфор минеральный	Содержание в % на сырой вес		Сахароза: редуцирующие сахара
	органического	минерального		редуцирующих сахаров	сахарозы	
Паренхимная ткань .	0,006	0,016	0,40	1,5	0,3	0,2
Жилки	0,015	0,024	0,62	2,1	0,8	0,4
Молодые корни:						
0,2 *г* .	0,048	0,023	2,10	1,2	5,3	4,1
1,0 *г* .	0,033	0,043	0,70	1,3	6,2	4,7
10,0 *г* .	0,015	0,024	0,60	1,9	9,9	5,2

ферментами пластиды (Сисакян, 1951). Исчезая и вновь появляясь в активном состоянии, гидролитические ферменты сдвигают положение равновесия в ту или другую сторону, т. е. придают обмену веществ определенное направление. Сочетание ферментов, катализирующих гидролитические процессы, и трансферирующих ферментов, характерных для обратимых процессов, сообщает организму необходимую устойчивость обмена веществ (Курсанов, 1954).

В опытах Б. А. Рубина и Е. В. Арциховской выяснилось, что крахмал в живых клетках легче всего синтезируется из сахарозы. Однако последнее имело место лишь при ненарушенной работе фосфатаз. Подавление действия фосфатазы резко снижало синтез полисахаридов из сахарозы, тогда как синтез полисахаридов из моноз, наоборот, резко увеличивался. В связи с этим можно предположить, что в живой растительной ткани образование полисахаридов из сахарозы, с одной стороны, и из моноз — с другой, осуществляется различными путями при содействии различных ферментных систем. В частности, исходя из этих данных, можно считать, что синтез полисахаридов из моноз может происходить без обязательного образования сахарозы, как промежуточного звена, действие фосфатаз приостанавливает синтез сахарозы, тогда как синтез полисахаридов не прекращается; в этом случае сахарозу можно рассматривать не как продукт непосредственного синтеза из моноз, а как результат распада полисахаридов.

Часто наблюдаются случаи вторичного синтеза сахарозы. Так, например, инвертаза из *Penicillium* осуществляет перенос фруктозных остатков сахарозы на воду и на свободную глюкозу, образуя при этом вновь сахарозу, но уже меченную в глюкозном остатке (трансфруктозидазное действие инвертазы).

Леонард (Leonard, 1938, 1939) обнаружил в листьях свеклы как синтез сахарозы (из фруктозы и глюкозы), так еще в большей степени синтез декстринов. Он пришел к выводу, что инвертаза локализована в вакуолях и участвует в гидролизе сахарозы. Синтез сахарозы происходит при участии сахаросинтезирующей системы, находящейся в плазме.

РОЛЬ УРИДИНОВЫХ ФЕРМЕНТОВ В СИНТЕЗЕ САХАРОВ

В 50-х годах были обнаружены ферменты, действующие на уридиновые соединения, а вслед за тем синтезировали уридинмонофосфат и уридиндифосфат, аналогичные аденозин моно- и дифосфату. Уридиндифосфат (УДФ) при содействии фермента нуклеозиддифосфаткиназы может превращаться в УТФ по реакции:

$$АТФ + УДФ \rightleftarrows АДФ + УТФ.$$

Такое же превращение происходит в митохондриях. УТФ меньше в тканях, но активность его значительно выше. УТФ может быть донатором фосфата: УТФ + глюкоза $\rightleftarrows$ УДФ + глюкозо-6-фосфат. В результате инкубации г-1-ф, УДФ и АТФ с экстрактом дрожжей наблюдался синтез уридинфосфатглюкозы (УДФГ). Были открыты и химические пути синтеза этого вещества (Лелуар, 1957; Пасхина, 1958).

УДФГ впервые выделил из дрожжей Лелуар, а затем ее обнаружили и у растений. УДФГ представляет нуклеотид, в котором остаток уридиндифосфата связан глюкозидной связью с остатком глюкозы, а остаток уридина связан с глюкозой через пирофосфат:

```
  N=C—OH
  |  |
O=C  C                                   Уридинтрансглюкозидаза
  |  ||
  N—C
  |
  |    —O—                                         |
  |   /    \                                       |
  |  /OH OH  \            OH   :      OH           |
  | /  |  |   \           |    :      |            ↓
 CH——C—C———————CH—CH2O—P———O—P—O————— CH————
     |  |               ||  ↑     ||   :    |          |
     H  H               O   |     O         HC—OH      |
                                            |          |
                                        HO—C—H         |
                                            |          O
        Уридинтрансфераза              H—C—OH          |
        (пирофосфорилаза)                   |          |
              УДФГ                       H—C———————
                                            |
                                          CH2OH
```

Распад и синтез УДФГ катализируются ферментом уридинтрансферазой. Уридинтрансфераза — фермент, широко распространенный в природе. Обнаружен в дрожжах, в которых входит в состав дегидразы-6-фосфата. Впервые найден в листьях шпината.

Ферменты, катализирующие обратимый синтез дисахаров с уча-

стием УДФГ, относятся к трансглюкозидазам, так как они разрывают глюкозидазную связь в молекуле УДФГ и переносят глюкозный остаток на соответствующий акцептор. УДФГ не могла быть заменена другими эфирами глюкозы, а фруктоза — другим моносахаридом.

Лелуар получил из зародышей пшеницы два фермента, содействующих синтезу сахарозы. Они катализируют реакции:

$$\text{УДФГ} + \text{фруктоза} \rightleftarrows \text{УДФ} + \text{сахароза}, \qquad (1)$$

$$\text{УДФГ} + \text{фруктоза-6-фосфат} \rightleftarrows \text{УДФ} + \text{сахарозофосфат}. \qquad (2)$$

Анализ сахарозофосфата из реакции (2) показал, что в состав его входит фруктозо-6-фосфат. Исходя из полученных результатов, Лелуар подходит к механизму синтеза сахарозы в растении.

Реакция: сахароза+фосфат⇄глюкозо-1-фосфат+фруктоза, которую катализирует фермент, выделенный из бактерий *Pseudomonas saccharophila,* обратима, и сахароза, следовательно, может быть получена из фруктозы и глюкозо-1-фосфата. Но положение равновесия здесь не благоприятствует синтезу, как при реакции с участием УДФГ.

Положение равновесия в этих реакциях характеризуется следующим образом:

$$\frac{(\text{сахароза}) \times (\text{фосфат})}{(\text{глюкозо-1-фосфат}) \times (\text{фруктоза})} = 0{,}05,\ \Delta F = +\,1700\ \textit{кал}$$

$$\frac{(\text{сахароза}) \times (\text{УДФ})}{(\text{УДФГ}) \times (\text{фруктоза})} = \sim S,\ \Delta F = -\,1000\ \textit{кал}$$

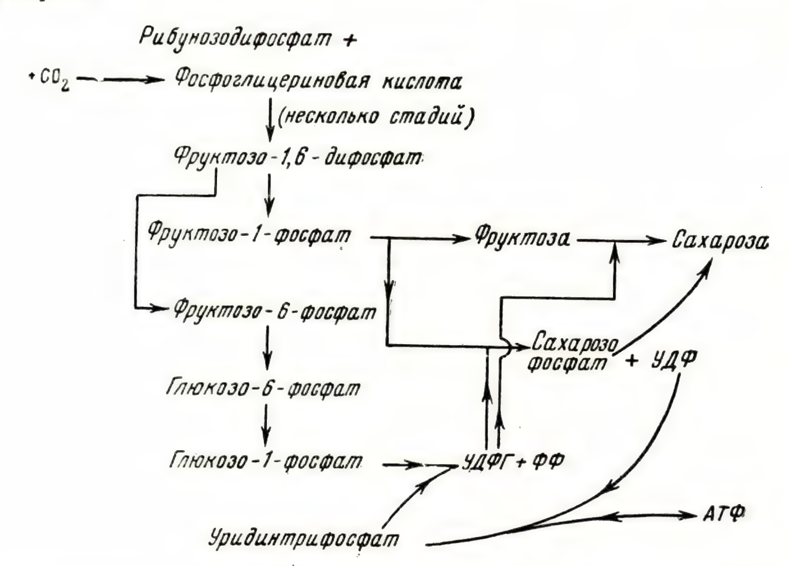
У *P. saccharophila* фосфорилаза, возможно, служит для разрушения сахарозы, а фермент, катализирующий реакции с УДФГ, растения используют для ее синтеза.

Взаимодействие УДФГ с фруктозо-1-фосфатом (по Лелуару, 1957) происходит следующим образом:

Уридиндифосфоглюкоза *Уридиндифосфат*

Фруктозо-1-фосфат *Сахарозофосфат*

Лелуар полагает, что в одних случаях сахароза образуется преимущественно из свободной фруктозы, а в других — из фруктозо-6-фосфата:



Измерения, выполненные с экстрактами (в микромолях синтезированной сахарозы за 30 *мин* на 1 *мг* протеина), дали следующие результаты:

Проростки свеклы	0,6—1,0
Проростки сахарного сорго	0,7—4,0
Проростки сахарного тростника	0,25
Корни сахарного тростника	2,4—3,0

Невоспроизводимые результаты вследствие «interfering» энзимов получены на листьях сахарной свеклы и сахарного тростника и корнях сахарной свеклы (Gardini, Luis, Leloir, Chiriboga, 1955).

Рорем, Валкер и Макгреди (Rorem, Walker, Mc Cready, 1960) изучали синтез сахарозы в листьях сахарной свеклы. Все процессы получения гомогената производились при температуре от 0 до 5°С. В контрольных опытах использовали инвертазу и фосфатазу. Реакционная смесь для изучения синтеза сахарозы составляла 1,5 *мкМ* УДФГ, 4 *мкМ* фруктозы, 0,1 *мл* энзимной фракции (содержащей 1,4 *мл* протеинового азота), 0,002 *мл* 0,1-молярного $MgCl_2$ и 0,01 *мл* 1-молярного буфера Триса. Для изучения синтеза сахарозофосфата вместо фруктозы брали соответствующее количество фруктозо-6-фосфата и 0,01 *мл* 1-молярного KF (для ингибирования фосфатазы).

Максимальный синтез сахарозы происходил при pH 8,7. В листьях свеклы при этом протекали две реакции:

$$\text{УДФГ} + \text{фруктоза} \rightarrow \text{сахароза} + \text{УДФ}, \qquad (1)$$

$$УДФГ + фруктозо\text{-}6\text{-}фосфат \rightarrow сахарозофосфат + УДФ. \qquad (2)$$

Однако все препараты содержали инвертазу; освободиться от нее не удавалось. Авторы не соглашаются с Бурма и Мортимером (Burma, Mortimer, 1956) относительно того, что в листьях свеклы идет только синтез сахарозофосфата.

О. А. Павлинова (1955) в проводящих пучках и листьях сахарной свеклы исследовала синтез сахарозы из фруктозы, меченной C^{14}, и смеси фруктозы C^{14} и уридинфосфатглюкозы, всосанных с транспирационным током (in vivo). Опыты показали, что в листьях (как и в проводящих путях черешка) сахароза может образоваться не только из меченой глюкозы и фруктозы, но и из одной фруктозы. Подсчеты показали, что как в листьях, так и в стеблях соотношение активностей правых и левых половин сахарозы примерно одинаково. На этом основании Павлинова заключила, что синтез сахарозы осуществляется в основном за счет фруктозы, частично изомеризующейся в глюкозу при посредстве фермента фосфогексоизомеразы. Оказалось, что УДФГ несколько усиливает синтез сахарозы в листьях и проводящих путях. Но при этом соотношение радиоактивной глюкозы и фруктозы в составе меченой сахарозы не изменяется. Это показывает, что глюкоза (немеченая) из УДФГ не вошла в сахарозу, как можно было предполагать, поскольку УДФГ является донором глюкозы.

О. А. Павлинова и Т. П. Афанасьева (1962) обнаружили в пластинках листьев и сосудисто-волокнистых пучках и паренхиме листовых черешков присутствие АТФ[1], АДФ, АМФ, УТФ, УДФ, УДФГ, а также гуанозинфосфаты и цистидинфосфаты, количество которых очень невелико (табл. 99).

Таблица 99

Содержание нуклеотидов в листьях и черешках свеклы на 250 *г* сырого веса тканей

Нуклеотиды	Листья		Сосудисто-волокнистые пучки		Паренхима черешка	
	мг	*мкМ*	*мг*	*мкМ*	*мг*	*мкМ*
АМФ	3,1	8,8	5,9	17,0	1,0	2,8
АДФ	6,5	15,3	3,0	7,2	0,0	0,0
АТФ	13,5	26,5	5,0	9,7	1,1	2,1
УМФ	5,9	18,6	6,1	19,3	2,5	8,0
УДФ	5,8	14,1	12,7	30,0	2,6	6,3
УДФТ	7,9	13,9	11,7	20,7	4,5	8,0
УТФ	3,4	8,2	3,5	7,2	1,2	2,4
Гуанин	0,4	2,3	0,7	4,3	0,1	0,7
Сумма	47,0	107,7	46,6	115,4	0,7	30,3

[1] АМФ — аденозинмонофосфат; АДФ — аденозиндифосфат; АТФ — аденозинтрифосфат; УМФ, УДФ, УТФ — аналогично — уридинмоно-, ди- и трифосфат; УДФГ или УДФГл — уридинфосфатглюкоза.

В листьях больше аденозинфосфатов, а в сосудисто-волокнистых пучках черешков — уридинфосфатов. По-видимому, это связано с разной функцией этих органов в метаболизме сахаров. Поскольку сосудисто-волокнистые пучки корней имеют некоторые свойства, общие с пучками черешков, можно ожидать, что в них происходят примерно одинаковые превращения сахаров.

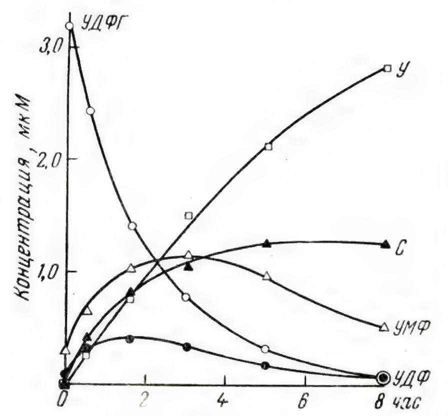


Рис. 54. Синтез сахарозы из УДФГ и фруктозы в экстракте из корня свеклы (по Dutton, Carruthers, Oldfield, 1961й):

С — сахароза; УМФ — уридинмонофосфат, УДФ — уридинфосфат; У — уридин

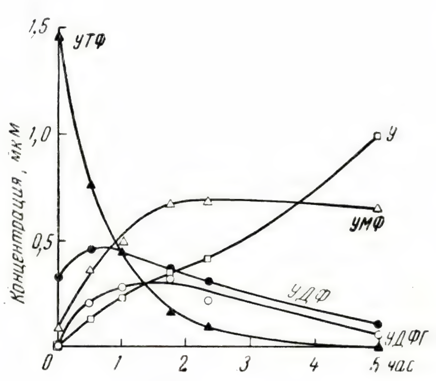


Рис. 55. Синтез УДФГ из АТФ и УДФ в экстракте из корней сахарной **свеклы:**

У — уридин; УТФ — уридинтрифосфат; УДФ — уридиндифосфат; УМФ — уридинмонофосфат; УДФГ — уридинфосфатглюкоза

А. Л. Курсанов и О. А. Павлинова (1964) исследовали нуклеотиды корня и обнаружили те же вещества и сахарные производные УДФ: УДФгл, УДФгал, УДФар, и УДФкс. При этом в зонах пучков нуклеотидов было больше, чем в зонах паренхимы. После введения моносахаров авторам не удалось наблюдать синтез сахарозы, поэтому они предположили, что использование УДФгл на синтез сахарозы не осуществляется, поскольку имеются другие каналы использования УДФ сахаров, в частности образование полисахаридов клеточных стенок. Об этом свидетельствует присутствие в составе сахарных производных УДФ-галактозы, арабинозы и ксилозы. Поскольку нуклеотидов в зонах проводящих пучков больше, чем в зонах паренхимы, авторы склонны рассматривать сахаронакопление в корне как активный процесс, в ходе которого клетки проводящих тканей функционируют как железистые клетки и выделяют транспортируемые сахара в смежные с ними паренхимные клетки.

Датон, Каррутерс и Олдфильд (Dutton, Carruthers, Oldfield) в 1961 г. воспроизвели синтез сахарозы в экстрактах из корня и головки сахарной свеклы. Экстрагирование производилось фосфатным буфером. После центрифугирования надосадочную жидкость

осаждали сернокислым аммонием, осадок растворяли и диализировали против фосфатного буфера, в результате чего получался экстракт, который и использовали в работе. В предварительных опытах определяли, присутствует ли УДФГ в сахарной свекле. Оказалось, что УДФГ содержится в листьях, черешках, головке и корне в одинаковой концентрации порядка 1 *мкМ* на 100 *г* свежего растительного материала. Во всех экстрактах присутствовали УДФ, АДФ и АТФ, но УТФ обнаружить не удалось. В описанном выше экстракте после инкубации его с УДФГ и фруктозой появлялась сахароза; экстракты из листьев и стеблей сахарозы не образовывали. При замене фруктозы фруктозо-6-фосфатом результаты для всех экстрактов были отрицательные.

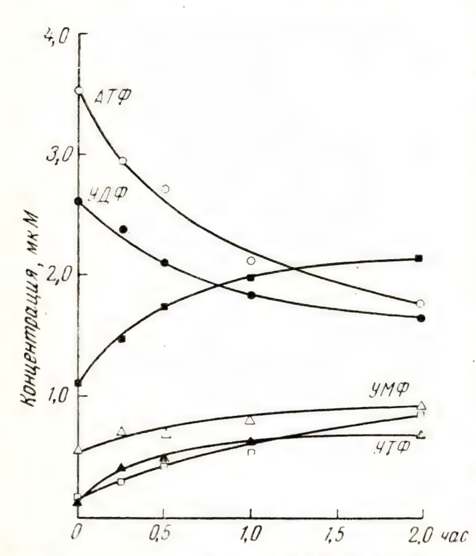


Рис. 56. Синтез УТФ из АТФ и УДФ в экстракте из корней сахарной свеклы. Обозначения те же, что и на рис. 54 и 55

В экстракте из черешков сахарозу удавалось обнаружить только в том случае, если количество УДФГ увеличивали в 20 раз; в листовых экстрактах даже при этом условии синтез сахарозы не наблюдался.

После синтеза сахарозы в экстрактах были обнаружены УДФ и УМФ, однако количество УДФ было меньше количества образовавшейся сахарозы. Это привело авторов к мысли, что уменьшение содержания УДФГ и УДФ произошло вследствие деятельности нуклеотидпирофосфатазы и нуклеотидазы.

При инкубации дигеста без фруктозы УДФГ распадалась до УМФ и УДФ с образованием сначала глюкозо-1-фосфата, а затем глюкозо-6-фосфата, что свидетельствовало о присутствии фосфоглюкомутазы.

Синтез сахарозы прекращался при распаде УДФГ. Динамика этих процессов, а также ход превращения УДФГ, УМФ и УДФ изображены на рис. 54, 55, 56.

Разбавленный дигест при инкубации с АДФ давал эквивалентные количества АТФ и АМФ, вероятно, благодаря присутствию миокиназы (2АДФ$\rightleftarrows$АТФ+АМФ). Кроме того, были получены данные, позволившие заключить, что часть АМФ образовалась при распаде АТФ (апиразной активности): АТФ$\rightleftarrows$АМФ+Ф—Ф.

Поскольку в свекле содержится мало УДФГ, следовало предположить, что регенерация ее происходит энзиматическим путем. Дей-

ствительно, инкубация экстракта с Г-1-Ф и УТФ приводила к образованию УДФГ. Путь синтеза УДФГ из УТФ показан на рис. 54 Однако УТФ не был обнаружен в предварительных испытаниях, хотя присутствие УДФГ-пирофосфорилазы не вызывает сомнения. Образование УТФ продемонстрировано при инкубации АТФ и УДФ с корневым экстрактом (АТФ+УДФ⇄УТФ+АДФ) (рис. 56). После демонстрации синтеза УТФ последующие эксперименты показали, что этот нуклеотид может быть замещен в УДФГ в синтезе АТФ+УДФ. Однако успешнее синтез шел при добавлении еще Г-1-Ф. Эта реакция катализируется, вероятно, нуклеозидом дифосфокиназой и УДФГ-пирофосфорилазой.

Г-1-Ф + УДФ + АТФ ⇄ Г-1-Ф + УТФ +

+ АДФ ⇄ УДФГ + Ф — Ф + АДФ.

Г-1-Ф не может замещаться глюкозой в синтезе УДФГ. Инкубация глюкозы с АТФ и корневым экстрактом вследствие низкой гексокиназной активности не приводит к образованию Г-6-Ф. Однако в корне присутствует Г-6-Ф (10 *мкМ* на 100 *г* корня). Вследствие того, что УДФГ может быть синтезирована из Г-1-Ф, АТФ и УДФ, синтез сахарозы ускоряется при добавлении этих веществ (вместо УДФГ) и фруктозы к корневому экстракту.

УДФГ присутствует во всех частях свеклы, и считается, что сахароза может быть синтезирована, а УДФГ регенерирована в корне при следующих реакциях:

АТФ + УДФ ⇄ УТФ + АДФ

УТФ + Г-1-Ф ⇄ УДФГ + Ф — Ф

фруктоза + УДФГ ⇄ сахароза + УДФ

Энзимы, способные влиять на эти реакции, присутствуют в корне, и требуется только источник фруктозы, АТФ и Г-1-Ф. Корень содержит фосфоглюкомутазу и Г-6-Ф, которые могут заменить источник Г-1-Ф. Поэтому в корне сахарной свеклы есть все компоненты, необходимые для синтеза сахарозы.

Возражая тем исследователям, которым не удалось воспроизвести синтез сахарозы в корне, Датон, Карутерс и Олдфильд считают основной причиной неудач неудовлетворительную технику приготовления экстракта. Так, у Кордани, диализировавшего экстракт против воды (а не фосфатного буфера) моментально разрушалась УДФГ. Некоторые трудности возникают при толковании неоднородных результатов локализации гексокиназы и фосфоглюкомутазы. А. Л. Курсанов и сотрудники в черешках свеклы нашли гексокиназу и не нашли фосфоглюкомутазы, в корнях картина была обратная. Однако авторы не исключают возможности присутствия обоих ферментов в черешках и корнях. То обстоятельство, что они не обнаружили синтеза сахарозы в листьях, еще не дает основания отрицать возможность этого синтеза. Авторы полагают, что синтез

сахарозы идет и в листьях и в корнях. Гаух и Даггер (Gauch, Dygger, 1953) предполагали, что в создании ионных соединений с сахарозой играет роль бор и что передвижение сахарозы происходит в виде ионного борсахарозного соединения. Действительно, при недостатке бора замечается задержка сахаров в листьях и черешках. Задержка устраняется, если дать растениям бор. Позже Даггер и Хамфриз (Dygger, Humphreys, 1960) установили благоприятное действие бора и АТФ на образование УДФГ и синтез сахарозы в гомогенатах гороха и сахарного тростника. Это действие бора обусловливалось, по их мнению, влиянием этого элемента на уридиндифосфатглюкозопирофосфорилазу и, возможно, УДФ-киназу, а АТФ на ресинтез УДФГ и сахарозы. Схематически это можно представить так:

$$\begin{array}{ccc} \text{УДФГ} + \text{ФФ} & \underset{}{\overset{\text{пирофосфорилаза (B)}}{\rightleftharpoons}} & \text{УТФ} + \text{Г-1-Ф} \\ \nwarrow \text{АТФ} & & \uparrow \text{-АДФ (киназа, B)} \\ + & & \text{АТФ} \\ & & + \\ \text{Фруктоза} & \overset{\text{трансглюкозидаза}}{\rightleftharpoons} & \text{УДФ} + \text{сахароза} \end{array}$$

Еще в 1936 г. М. Белоусов предполагал, что отмирание точек роста при недостатке бора происходит вследствие нарушенного передвижения сахаров и их доставки к меристематическим тканям. К настоящему времени проведено много исследований, свидетельствующих об исключительном значении нуклеиновых кислот в возникновении новообразований и в дифференциации тканей и о необходимости бора для меристематических тканей и формирования проводящей системы. М. Я. Школьник, А. Н. Маевская и Е. А. Соловьева (1961) показали значительное снижение содержания РНК и АТФ в точках роста при недостатке бора, что указывает на нарушение нуклеинового обмена; попытки излечить растения, страдающие от недостатка бора, добавлением этого элемента в питательную смесь в ряде случаев дали положительный эффект.

В условиях вегетационных опытов под воздействием бора сахаристость корней сорта Янаш повышалась на 0,6%, у сорта Рамонь — на 1%. Опыты, поставленные в поле (Власюк, Кибаленко, 1960; Кибаленко, 1962), показали, что наиболее эффективно применение боратового гранулированного суперфосфата (табл. 100).

* *
*

Изложенные результаты работ ведущих советских и зарубежных исследователей приводят к заключению, что синтез сахарозы в листьях свеклы может идти разными путями при содействии различных ферментов, коферментов и субстратов (фосфорилированных и нефосфорилированных). В результате возникает или сахароза, или сахарозофосфат, или полисахариды.

Таблица 100

Влияние добавления боратового гранулированного суперфосфата на увеличение сахаристости свеклы

Почвы	Содержание бора в *мг/кг* почвы	Повышение содержания сахаристости, %	Сахаристость контроля, %
Подзолистые и дерново-подзолистые	0,23	0,36	17,7
Оподзоленные черноземы	0,35—0,40	0,60	13,7
Выщелоченные черноземы	0,33—0,47	0,30	18,1
Серые, лесные оподзоленные	0,21—0,40	0,50	20,3

Включение или выключение гидролитических ферментов, катализирующих трудно обратимые реакции, вследствие их адсорбции или эллюции в зависимости от того или иного характера жизненных явлений, увеличивает число возможностей, позволяющих растению сохранять гибкость в различных условиях среды и поддерживать те реакции синтеза и гидролиза, которые характерны для специфических процессов жизнедеятельности.

Откладывание сахаров в корне свеклы происходит не пассивно, а в результате физиологических процессов, развивающихся в тканях корня. Количество накопленных сахаров зависит от следующих моментов:

1) синтеза сахарозы из тех сахаров, которые передвигаются вместе с сахарозой по проводящим элементам черешка;

2) различной у разных сортов величины «емкости» паренхимных тканей корня, накапливающих сахарозу;

3) условий работы гидролитических ферментов (и их активности), что при некоторых сочетаниях факторов приводит к быстрому исчезновению сахарозы (в один из годов сорт Эккендорф в ноябре потерял 80—90% всей сахарозы);

4) темпа утилизации сахарозы на дыхание и ростовые процессы, связанные с образованием опорных тканей (клетчатки, гемицеллюлозы, пектина), белков и других веществ.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. Научн.-агрон. журн., 1928, 12. Афанасьева М. В. Передвижение питательных веществ в растениях. Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1955. Белоусов М. Физиология корневого питания сахарной свеклы. Изд. ВНИИСП, 1936. Бордонос М. Г. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1939 г. М., Пищепромиздат, 1941. Бузанов И. Ф. Агробиологические свойства сахарной свеклы. Киев, 1960. Власюк П. А., Кибаленко А. П. Рекомендация по застосуванню борших добрив у сільскому господарстві. Київ, 1960. Вотчал Е. Ф. Доповіді ВІАН, 1932, 7—8. Вотчал Е. Ф. Научн. зап. по сах. пром., 1934, кн. XI, 2. Гомоляко С. Е. ДАН СССР, 1954, **XCV**, 4; Сб. «Вопр. физиол. биохим. и анат. сах. свеклы», **XXXV**. Киев, 1957; Бот. журн, 1961, **18**, 3. Ерецкий Д. А. и Хелемский М. З. Наук зап. з цукр. промисл., 1930, **9**. Жолкевич В. Н., Пруссакова Л. Д. и Лизандр А. А. Физиол. раст., 1958,

51, 4. Каган Б. О., Ляткер Ш. Н. и Цфасман Э. М. Биохимия, 1942, 7, 3. Кальвин М. Сб. «Современные проблемы биохимии». М., ИЛ, 1957. Кертис Ф. Передвижение растворенных веществ в растениях. М., Сельхозгиз, 1930. Кибаленко А. П. Сб. «Применение микроэлементов, полимеров и радиоактивных изотопов в сельском хозяйстве». Киев, 1962. Кизель А. Р. и Кретсвич В. Л. Биохимия и микробиология пшеницы. М., 1934. Коваленко В. Г. Журн. Ин-та бот. АН УССР, 1938, 24. Крашенинников Ф. Н. Углеводы, химия углеводов и углеводный обмен. Биомедгиз, 1937. Кренке Н. П. Хирургия растений. М., «Новая деревня», 1928. Кузин А. М. Усп. химии, 1939, **VIII**. 8. Курсанов А. Л. Обратимое действие ферментов в живой клетке. М., Изд-во АН СССР, 1940. Курсанов А. Л. Биохимия, 1946, **16**, 4. Курсанов А. Л. Бот. журн., 1954, **39**, 4. Курсанов А. Л. Сб. «Усп. биол. химии». М., 1954а. Курсанов А. Л. Сб. «Тимирязевские чтения». **XX**. М., Изд-во АН СССР, 1960, Курсанов А. Л. Усп. соврем. биол., 1966, **62**, 2. Курсанов А. Л., Бровченко М. И. Физиол. раст., 1961, **8**, 3. Курсанов А. А., Бровченко М. и Порнитская А. Физиол. раст., 1959, **6**, 6. Курсанов А., Исаева Е. и Покатенко В. Биохимия, 1946, **11**, 5. Курсанов А. и Казакова М. Тр. ЦИНСа, 1933, 12, Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. Биохимия, 1939, **4**, 3. Курсанов А. Л., Павлинова О. А. Биохимия, 1948, **13**, 4. Курсанов А. Л., Павлинова О. А. Биохимия, 1952, **17**, 4. Курсанов А. Л., Павлинова О. А. Проблемы эволюционной и технической биохимии. М., «Наука», 1964. Курсанов А. Л., Туркина М. В. ДАН СССР, 1954, **XCV**, 4. Курсанов А. Л. и Туркина М. В. ДАН СССР, 1952, LXXXV, 3; ДАН СССР, 1952, **LXXXIV**, 5. Курсанов А. Л., Туркина М. В., Дубинина И. М. ДАН СССР, 1953, **93**, 6. Левщин А. М. Наук. зап. Київськ. державн. ун-ту, 1935, **I**, 3. Лелуар Л. Сб. «Современные проблемы биохимии». М., ИЛ, 1957. Любарская Л. С. В кн.: «Исследования по агротехнике и физиологии сахарной свеклы». М., Сельхозгиз, 1949. Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М., Сельхозгиз, 1935. Мазлумов А. Л. Агробиология, 1950, I. Максимович А. Е., Оканенко А. С., Бахир А. И. Допов. Укр. акад. с.-г. наук, 1958, 3. Маринчик А. Ф. Сб. «Вопр. физиол., биохим. и анат. сах. свеклы», **XXXV**. Киев, 1957. Маринчик А. Ф. и Оканенко А. С. Сб. «Вопр. физиол., биохим. и анат. сах. свеклы», **XXXV**. Киев, 1957. Мацков Ф. Ф. Тр. Укр. ин-та прикл. бот., **I**. Харьков, 1930. Молотковский Г. Х. Бюлл. по физиол. раст. **2**. Изд. Укр. ин-та физиол. раст. Киев, 1958. Нахманович М. И. Химический состав сахарной свеклы. Кн.: «Свекловодство». Киев, 1940. Оканенко А. С. Наук. зап. з цукров. промисл., 1931, **XII**, 3; Научн. зап. по сах. пром. ВНИС, 1936, 4; Изв. АН СССР, сер. биол., 1937, 6; Сб. «Свекловодство, I, Киев, 1940; Сб. «Вопр. физиол., биохим. и анат. свеклы», **XXXV**. Киев, 1957; «Тимирязевские чтения», **XXIV**; Физиология сахарной свеклы и вопросы селекции. М., «Наука», 1965. Оканенко А. С., Вандюк Н. В. ДАН СССР, 1939 **XXIV**, **8**. Опарин А. И. Усп. химии, 1933, **2**, 3; 1934, **3**, 4. Изв. АН СССР, сер. биол., 1937, 6. Павлинова О. А. Биохимия, 1954, **19**, 3; Физиол. раст., 1955, **2**. 4. Павлинова О. А. и Афанасьева Т. П. Физиол. раст., 1962, **9**, 2. Пасхина Т. С. Усп. биол. химии, 1958, **3**. Приступа Н. А. Роль корневой системы в передвижении пластических веществ у растений тыквы. Автореф. дисс. М., 1959, Рабинович Е. Фотосинтез, ч. I. М., ИЛ., 1951. Ритель С. Ц. Журн. «Хозяйство», 1916, 9—10, 11—12. Ротмистров И. Тр. Укр. ин-та прикл. бот. Харьков, 1929. Рубин Б. А. Хранение свеклы 1939. Рубин Б. А. и Арциховская Е. В. ДАН СССР, **IX**, 5. Рубин Б. А. и. Гулидова И. В. Сб. «Биохимия плодов и овощей», **2**. М., Изд-во АН СССР, 1951. Рубин Б. А. и Лутикова О. Т. Биохимия, 1937, **2**, 2. Рубин Б. А. и Фениксова Р. В. Журн. сах. пром., 1929, **III**, 7—8. Рубин Б. А., Фениксова Р. В., Земский В. И. Журн. сах. пром., 1930, **IV**, 1—2. Сисакян Н. М. Биохимия, 1936, **I**. 3; 5-е Баховское чтение. Изд-во АН СССР, 1951. Сисакян Н. М. и Нуждин Н. И. Биохимия, 1944, **9**, 2—3. Смирнов А. И. Тр. ЦНИСа, 1932, 8. Соколова В. Е. Сб. «Биохимия плодов и овощей», **2**. М., Изд-во АН СССР, 1951; Биохимия, 1954, **10**, 1. Таусон В. О. Изв. АН СССР, сер. биол., 1947, 3. Тимирязев К. А. соч., I, 1937. Толмачев И. М. Сб. научн. работ ВНИС. Киев, 1948. Турки-

на М. В. Биохимия 1954, **10**, 3. Физиол. раст., 1959, **6**, 6; Туркина М. и Дубинина И. ДАН СССР, 1954, **XCV**, I. Шверцель Т. В. и Оканенко А. С. Физиол. раст., 1961, **8**, 2. Школьник М. Я., Маевская А. Н. Соловьева Е. А. Микроэлементы в СССР, 1961, I. Ярошевский П. Е. Научн. зап. по сах. пром. ВНИС, 1931, **XIV**. Artschwager E. J. of Agricult. Res., 1930, **40**, 10. Barton, Wright a. Pratt. Biochem. J., 1930, **XXIV**. 4. Blagowestschenski A. Biochem. Zs., 1914, **61**. Bougy M. E. Comp. rendus Hebdomadaires des seances de l'Akad. des Sci., 1951, **252**, 6. Burkard J. u. Neuberg C. Biochem. Zs., 1934, **270**. Burma D. P. a. Mortimer D. C. Arch. of Biochem. and Biophys., 1956, **62**, I. Canny J. Ann. of Botany, 1962, **26**, 104. Cardini C. E., Luis F., Leloir a. Chiriboga J. J. of Biol. 1—3. Bull. de l'Assoc. des Chim., 1917—1918, **XXXV**; C. r. hebdomadaires des Chem., 1955, **217**, I. Colin H. Bull. de l'Assoc. des Chim. 1915—1916, **XXXIII**. seanses, 1919, **168**; Bull. de l'Assoc. des Chim., 1920—1921, **XXXVIII** 9. Bull. de l'Assoc. des Chim., 1924—1925, LXII, 1—2. Public. de l'ins Belg. Pour l'Amel. de la Betterave, 1936, 5. Colin H. et Grandsire A. Le Chimisme de la Racine. Bull. de l'Assoc. des Chim., 1925—1926, **XLII**. Decoux, Ernould, Simon, Colin. Contr. Soc. Sucriere Fond. Belge Prof. Ann. Seances, 1948. Dixon a. Mason. Nature, 1916, **XCVII**. Doudoroff M., Kaplan N. a. Hassid W. J. Biol. Chem., 1943, **148**. Drachovská M., Sandera K. Fysiologie cukrovky. Praha, 1959, Dutton J. V., Carruthers A. a. Oldfield F. T. The Biochem. J., 1961, **81**, 2. Dugger W. M. a. Humphreus T. E. Plant Physiol., 1960, **35**, 4. Esau K., Currier H. B., a. Cheadle V. T. Ann. Rev. of Plant Physiol., 1957, **8**. Gauch H. G. a. Dugger W. M. Plant Physiol., 1953, **28**, 3. Hassid W., Doudoroff M. A., Barker H. J. Amer. Chem. Soc., 1944, **66**. Hawker J., Hatch M. Physiol. plantarum, **18**, 2, 1965. Hoffman, Blätt. für Zuckerrüben, 1903, **13**. Leonard O. A. Amer. J. Bot., 1938, **25**; Plant Physiol., 1939. **14**. Maquene Dr. L. Zeitschr. des Vereins für die Rübenzucker — Industrie des Deutschen Reichs. **XLVI**, 1896, Minkelsen D. S., Griffith R. B. u. Ririe D. Agron. J., 1952, **10**. Paris a. Saran, Ann. Bot. Aprill, 1934. Paris E. e G. De Vito. L. Ind. saccar. Ital. Ann., 1932, **XXV**, 8. Peklo. Osterr.— Ungar. Zeitschr. Zuckerindust. und Landw., 1908, **37**. Rorem E. S., Walker H. G. a. McCready K. N. Plant Physiol., 1960, **35**, 2. Ruland W. Zeitschr des Vereins der Deutschen Zuckerindust., 1912, **LXII**. Schneider u. Hoffmann — Walbeck H. Zucker — Beihette, 1953, I, Schindler u. Proskowetz. Osterr — Ungar. Zeitschr. Zuckerindust. und Landw., 1880, **18**. Strakosch S. Oster. Ungar. Zeitschr. Zuckerindust. und Landw., 1906, **35**, 1. Strakosch S. Zeitschr. des Vereins der Deutschen Zuckerindust, 1907, **LVII**: DeVries H. Landw. Jb., 1879, **VIII**. Vernon L. P. a. Aronoff S. Leaves Arch. Biochem. and Biophys, 1952, **36**. Wand S. M. Can. J. Bot., 1960, **38**. 4. Willam A. Arch. Inst. Bot. Liege, 1948, **18**, I. Zimmermann M. Trasport in the phloem. Ann. rev. of Plant Physiol. 1960, **11**.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Присутствие в тканях растения достаточного количества воды является важнейшим условием нормальной жизнедеятельности растительного организма. При этом обеспечивается тургесцентное состояние тканей, необходимое раскрытие устьиц, нормальное протекание фотосинтеза и других биологических процессов, обусловливающих интенсивный рост свекловичного растения и накопление сахара в корнеплоде. Уменьшение содержания воды в растении ниже определенного предела приводит к нарушению нормальной жизнедеятельности, к переходу в патологическое состояние, к торможению роста и сахаронакопления. В преобладающей части районов свеклосеяния СССР снабжение водой едва ли не решающий фактор получения высокого урожая сахарной свеклы. Регулирование водного баланса растения путем применения рационального комплекса агротехнических мероприятий, а также подбор соответствующих сортов более доступны человеку, чем управление многими другими физиологическими процессами, протекающими в растении. Поэтому в литературе вопросам водного режима сахарной свеклы уделяется большое внимание.

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА САХАРНОЙ СВЕКЛЫ И ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ

Потребность растения в воде обычно характеризуют два показателя: транспирационный коэффициент и продуктивность транспирации[1]. По данным ряда исследователей (Максимов, 1926; Briggs, Shantz, 1914), транспирационный коэффициент сахарной свеклы значительно ниже, чем у многих культурных растений.

[1] Транспирационный коэффициент обозначает число граммов воды, израсходованной на накопление 1 *г* сухого вещества за вегетационный период. Продуктивность транспирации — количество накопленного сухого вещества, выраженное в граммах на 1 *кг* воды, израсходованной за вегетационный период (Максимов, 1926).

Лишь у проса, сорго и кукурузы он еще меньше, чем у сахарной свеклы.

Транспирационный коэффициент значительно колеблется в зависимости от ряда внешних факторов и свойств самого растения (сорт и т. д.). В связи с этим величины транспирационных коэффициентов для свеклы, по данным отдельных исследователей, далеко не одинаковы:

Бриггс и Шантц (1914)	397
Демиденко и Мартынова (1938)	204—467
Крюгер и Виммер (1923)	273—320
Малюшицкий (1929)	327—465
Пинчук (1940)	151—237
Орловский (1961)	130—373(240)
Слезкин (1908)	335

Исследования Н. И. Орловского (1935), проводившиеся в течение более десяти лет, показали, что в зависимости от влажности почвы, высоты урожая, концентрации почвенного раствора, сорта и особенностей вегетационного периода (относительная влажность воздуха, температура и т. д.) транспирационный коэффициент сахарной свеклы колеблется в пределах от 130 до 373, а для кормовой свеклы (по данным одного года)—от 220 до 480. При этом с увеличением веса корня транспирационный коэффициент обычно значительно снижается.

В полевых условиях сахарная свекла расходует воду более экономно, чем другие культуры — пшеница, овес, горох, картофель, клевер и т. д. (Демиденко, 1928). Это дает основание считать сахарную свеклу более или менее засухоустойчивой культурой. О засухоустойчивости сахарной свеклы свидетельствуют не только экономность транспирации, но и ее анатомо-физиологические свойства. Свекла имеет мощную глубоко уходящую в землю корневую систему, интенсивно развивающуюся с первых фаз роста и достигающую 2,5 *м* и более (Сирик, 1959), вегетационный период ее очень длинен, в силу чего она использует августовские и отчасти сентябрьские осадки. По сравнению с некоторыми культурами, например с картофелем, сахарная свекла менее чувствительна не только к недостатку, но и к избытку влаги.

Большая часть потребляемой растением воды тратится на транспирацию. Однако количество испаряемой растением воды колеблется в больших пределах в зависимости от внешних факторов: температуры, относительной влажности воздуха и интенсивности освещения. В отсутствие освещения интенсивность транспирации очень незначительна. Устьица, через которые происходит испарение, в темноте почти закрыты. Но уже при слабом рассеянном свете транспирация возрастает. Усиление освещения сопровождается обычно увеличением размеров устьичных щелей и повышением температуры воздуха. При одной и той же интенсивности освещения повышение температуры вызывает значительное возрастание транспирации. Если подача воды из почвы не покрывает полностью рас-

ход на транспирацию, происходит нарушение водного баланса и уменьшение количества воды в листьях. Снижение содержания воды в листьях, падение тургора и завядание ведут к резкому усилению дыхания, а следовательно, к снижению урожая и сахаристости свеклы. По данным Б. А. Рубина (1961), интенсивность дыхания увеличивается в зависимости от содержания воды в растении (в процентах от полного насыщения) следующим образом:

Содержание воды	Интенсивность дыхания
100	100
87,6	121,3
78,4	188,7
72,4	204,2

Увеличению транспирации способствуют, кроме того, уменьшение относительной влажности и усиление движения воздуха. При наличии ветра растение испаряет воды больше, чем при тихой погоде.

Доказано также влияние на интенсивность транспирации различия температур листа и окружающего воздуха. При повышении температуры листа по сравнению с окружающим воздухом происходят резкие изменения градиента давления водяных паров от межклетников к наружной среде. При этом повышение температуры листа на 5°С (что бывает нередко) эквивалентно снижению относительной влажности наружного воздуха на 35,5% (Curtis, 1936). Значительное влияние на испарение воды растением оказывают степень влажности почвы и концентрация почвенного раствора.

Влияние отмеченных факторов сказывается не только на величине транспирации с единицы листовой поверхности, но и на суммарном количестве воды, испаряемой растением. С увеличением размеров листовой поверхности, при прочих одинаковых условиях, общее количество испаряемой воды возрастает. То или иное влияние на транспирацию оказывают также анатомические и физиологические особенности растения, в частности количество хлорофилла и связанный с этим цвет листьев, состояние коллоидов плазмы, интенсивность оттока углеводов и т. п. Так, по данным Н. И. Орловского (1926), растения с более светлыми листьями характеризуются более равномерным ходом транспирации, у растений с более темной ботвой в жаркие дни резче проявляется нарушение водного баланса, связанное с явлением, названным впоследствии Е. Ф. Вотчалом (1938) «транспирационным утомлением».

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ НА УРОЖАЙ И КАЧЕСТВО САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Литературные данные по вопросу об оптимальной влажности, обусловливающей наибольший урожай сахарной свеклы, несколько противоречивы. Так, по данным В. И. Товарницкого (1926), Т. Т. Де-

миденко (1928) и Д. Н. Прянишникова (1916), наибольший вес корня наблюдается в условиях влажности почвы, равной 60% от полной ее влагоемкости. По исследованиям Н. К. Малюшицкого (1929) в Киеве и работам Всесоюзного института зернового хозяйства (ВИЗХ) в Саратове, свекла имела наибольший вес корня при 80%-ной влажности. В опытах Т. Т. Демиденко и Г. Р. Мартыновой (1938) оптимальной оказалась влажность 50%. Такая несогласованность результатов опытов, возможно, связана с особенностями методики их постановки, а также и с различиями климата.

Несколько иные результаты получены Н. И. Орловским (1935). В ряде вариантов опытов Н. И. Орловского удобрения были внесены из расчета на 1 *кг* почвы (а не на единицу воды), поэтому при различной влажности в разных сосудах и одинаковом общем количестве питательных веществ создавалась различная концентрация почвенного раствора, что часто бывает и в полевых условиях. Кроме того, в 1931 г. был поставлен специальный опыт, в котором были разные сочетания влажности и концентрации удобрений. Так, в одной группе сосудов, где удобрения вносили из расчета на единицу почвы, концентрации изменялись в зависимости от влажности почвы при одинаковом валовом содержании питательных веществ на сосуд. В другой группе сосудов, где удобрения вносили на 1 *л* воды, концентрации удобрений были одинаковы, но валовое количество питательных веществ в сосуде в зависимости от степени влажности почвы было разным. Сосуды содержали по 16 *кг* почвы. Данные этих опытов приведены в табл. 101 и 102.

Таблица 101

Влияние влажности почвы на вес корня и его сахаристость (по Орловскому, 1935)

Влажность в % от полной влагоемкости	Ивановский урожайный сорт		Верхне Подолянский сахаристый сорт	
	вес корня, *г*	сахаристость, %	вес корня, *г*	сахаристость, %
30	286	16,3	243	17,8
60	448	16,6	386	18,0
90	389	16,1	405	17,2

Данные табл. 102 показывают, что наибольший вес корня (в зависимости от сорта, метеорологических условий года и концентрации почвенного раствора) не всегда бывает при одной и той же влажности почвы. Хотя в большинстве опытов наиболее высокий вес корня наблюдался при влажности 60% от полной влагоемкости почвы (что соответствует 18—22% веса сухой почвы), однако в отдельных случаях максимальный урожай был и при более высокой (80 и даже 90%) и при несколько пониженной (до 40%) влажности. Сахаристость сахарной свеклы с уменьшением влажности почвы до

Таблица 102

Влияние влажности почвы и концентрации почвенного раствора на вес корня и его сахаристость

Концентрация почвенного раствора, ‰	Влажность почвы, %	Арним Кривенский (кормовой)		Ивановский (урожайный)		Янаш (сахаристый)	
		вес корня, *г*	сахаристость, %	вес корня, *г*	сахаристость, %	вес корня, *г*	сахаристость, %
5,00	20	81	10,6	69	16,7	69	18,1
5,00	40	198	9,4	196	17,7	172	18,6
5,00	60	227	7,8	200	16,6	232	18,2
5,00	80	206	6,1	226	15,7	185	18,3
5,00	100	4	—	5	—	4	—
15,00	20	117	10,0	78	15,4	72	16,8
15,00	40	412	7,1	284	15,4	187	18,2
15,00	60	416	6,6	250	14,7	188	16,0
15,00	80	389	6,7	253	13,0	166	16,3
15,00	100	5	—	49	—	0	—
15,00	20	117	10,0	78	15,4	72	16,8
7,50	40	206	5,4	151	16,8	162	18,3
5,00	60	227	7,8	200	16,6	232	18,2
3,75	80	159	5,1	165	15,8	183	19,0
3,75	100	57	—	141	—	67	—

40, а иногда и до 30% обычно несколько повышалась. Кормовой сорт Арним Кривенский имел наибольшую сахаристость даже при 20%-ной влажности. Следовательно, в практических условиях свеклосеяния (в особенности при орошении) необходимо уточнять и обеспечивать наилучшие условия водного режима в соответствии со свойствами конкретного сорта, особенностями почвы, климата, с учетом системы удобрений и т. д.

Нужно, конечно, учитывать, что водный режим растений при низкой влажности в вегетационных сосудах далеко не тождествен режиму, создающемуся при засухе в естественных условиях. Тем не менее вегетационный метод, особенно в сочетании с полевым, для познания биологических процессов и изучения особенностей сортов неоднократно себя оправдывал (А. Алексеев, 1948; Максимов, 1944; Сказкин, 1940).

Расход воды на образование единицы сырого веса, сухого вещества и сахара. Работами Н. И. Орловского установлено, что расход воды на одно растение за период вегетации колеблется по отдельным годам в значительных пределах в зависимости от метеорологических условий, влажности почвы, особенностей сорта и т. д. Даже при постоянной влажности почвы (60%) и примерно одинаковом весе корня расход воды на одно растение выражается очень разными величинами: 21, 44 и 33 *л*. Очевидно, такие колебания можно объяснить преимущественно отклонениями относительной влажности воздуха по отдельным годам (Орловский, 1935). Характерно при этом, что с повышением влажности почвы от 20 до 60%

количество воды, транспирированной одним растением, закономерно увеличивается.

Поскольку вес корня отдельных растений свеклы сильно варьирует, а в связи с этим изменяются показатели расхода воды на одно растение, следует обратить внимание на расходование воды для образования единицы сухого вещества, единицы сахара и в особенности единицы сырой массы корня. Так, на образование 1 *г* сырого веса корня с соответствующим количеством ботвы идет 80 *см*³ воды, на образование 1 *г* сухого вещества всего растения — 240 *см*³ воды и на образование 1 *г* сахара в корне — 500 *см*³ воды. Показатель расходования воды на образование единицы сырого веса корня относительно стабилен. Если на образование 1 *г* корня затрачивается 80 *см*³ воды, то для получения 400 *ц* корней с 1 *га* потребуется 3200 *м*³ воды. Следует, однако, учитывать, что с повышением урожая свеклы вода расходуется более экономно (табл. 103).

Таблица 103

Расходование воды растениями разной мощности (по Сербину, 1959)

Группы растений	Транспирационный коэффициент	Расход воды, *см*³		
		на 1 *г* сухого вещества корня	на 1 *г* сырой массы корня	на 1 *г* сахара
Крупные	181	230	75	363
Средние	231	284	86	442
Мелкие	271	393	105	518

Соответствующими опытами А. Д. Михайловой (1958) показано также, что при квадратно-гнездовом и в особенности при квадратном размещении растений на фоне повышенных доз органических и минеральных удобрений почвенная влага на единицу урожая расходуется более экономно, чем при обычном размещении растений (45×18 *см*).

Продуктивность транспирации в определенной степени связана и с географическими факторами. Так, по данным И. Ф. Бузанова (1960), с продвижением с севера на юг продуктивность транспирации возрастает почти вдвое (табл. 104).

Расход воды на транспирацию для образования 1 *г* семян (воздушно-сухого веса) при культуре семенников сахарной свеклы, по данным Н. И. Орловского (1961), составляет 0,7—1,2 *л*, т. е. на создание урожая семян 20 *ц* с 1 *га* необходимо около 2000 *м*³ воды. Эти показатели расхода воды рассчитаны без учета испарения воды почвой. В практических условиях, в частности при установлении норм орошения, необходимо учитывать и расход воды на испарение с поверхности почвы.

Таблица 104

Транспирация у сахарной свеклы сорта В 23 в зависимости от климата (среднее за 1945—1950 гг.) (по Бузанову, 1960)

Пункты	Широта местности	Испарено воды одним растением за вегетационный период, *г*	Интенсивность транспирации на 1 $см^2$ за вегетационный период	Транспирационный коэффициент	Продуктивность транспирации
Пушкин	59°44′	20953	8,32	215	4,41
Киров	58°36′	21293	8,77	231	4,33
Бийск	52°41′	25535	10,62	253	3,95
Киев	50°26′	37375	18,40	288	3,46
Одесса	46°28′	54119	28,50	312	3,21
Ташкент	41°21′	76392	48,20	416	2,40

Если испарение воды свеклой с известной долей приближения можно изучать в искусственной обстановке — в вегетационном опыте и т. п., то учет испарения воды почвой, занятой какой-либо культурой, представляет известные трудности, поскольку испарение зависит не только от свойств самой почвы и агроприемов, но и от мощности развития растений и от степени затенения ими почвы. В связи с этим литературные данные относительно испарения влаги почвой, занятой растениями, противоречивы. В. П. Попов (1933) и А. Б. Рубашов (1937) утверждают, что почва, занятая свеклой, испаряет такое же количество влаги, какое испаряет само растение свеклы.

В опыте С. В. Тимошенко (1936) при урожае свеклы 301 *ц/га* из общего количества воды 4580 $м^3$ на транспирацию свеклой отнесено 3530 $м^3$, а на испарение непосредственно почвой — 1050 $м^3$, т. е. около 30%. Эту величину для большей части зоны свеклосеяния, при уровне урожая свеклы 250—300 *ц/га,* можно считать близкой к действительной. При возрастании урожаев относительное количество воды, испаряемое почвой, в связи с более мощным развитием листьев, лучше затеняющих почву, по-видимому, должно быть еще меньше.

По данным М. Н. Копачевской (1939), в период от всходов до образования 3—4 пар листьев испарение воды почвой составляет 50—90% от общего суммарного расхода воды свеклой и почвой, в период образования 4—8 пар листьев — 10—20%, после смыкания рядков — не более 10%.

В исключительно засушливые годы, каким был, например, 1959 г., листья свеклы в течение всего июня в большинстве свеклосеющих областей УССР и Центральной черноземной области РСФСР погибали от соприкосновения с раскаленной почвой. В такие годы испарение воды почвой может даже превышать транспирацию растений.

Влияние концентрации почвенного раствора на водный режим и урожай свеклы. Как видно из данных табл. 105, сорт Арним Кривенский особенно сильно реагирует на влияние разных концентраций удобрений.

Таблица 105

Влияние концентрации почвенного раствора на хозяйственные признаки и другие свойства сахарной и кормовой свеклы при 80%-ной влажности почвы (по Орловскому, 1935)

Сорт	Концентрация почвенного раствора, ‰	Вес корня, *г*	Сахаристость, %	Сбор сахара, *г*	Вес ботвы, *г*	Листовая поверхность, *см²*	Испарено воды, *см³*: на одно растение	на 1 *г* сухого вещества	на 1 *г* сырого корня	на 1 *г* сахара	на 1 *см* листовой поверхности
Арним Кривенский	3,75	159	5,1	8,1	22	1169	14 469	418	91	1787	12
	5,0	206	6,1	12,4	31	1277	13 332	326	66	1073	10
	15,0	389	6,7	26,1	91	2013	14 040	222	38	559	7
Ивановский урожайный	3,75	165	15,8	26,1	83	2340	21 450	310	129	822	9
	5,0	226	15,7	35,6	104	2865	23 256	272	102	656	8
	15,0	253	13,0	32,9	274	3275	22 011	214	87	667	7
Янаш сахаристый	3,75	183	19,0	34,8	109	2226	20 313	251	111	582	9
	5,0	185	18,3	33,9	176	2697	19 055	222	103	561	7
	15,0	166	16,3	27,1	195	2778	13 144	181	79	484	6

При увеличении концентрации от 3,75 до 15‰ у сорта Арним Кривенский (при одной и той же влажности почвы) сбор сахара повысился с 8,1 до 26,1 *г* на корень, т. е. более чем в 3 раза. Характерно, и то, что у кормового сорта Арним Кривенский наибольший сбор сахара получен при 15‰, у урожайного Ивановского — при 5‰, у наиболее сахаристого сорта Янаш — при 3,75‰, т. е. при наименьшей концентрации почвенного раствора. При этом у обоих сортов сахарной свеклы с увеличением концентрации почвенного раствора сахаристость закономерно снижается, а у кормового повышается. Значительно увеличивается надземная часть и уменьшается расход воды на образование единицы сырой массы корня.

В работах Н. К. Малюшицкого (1929), В. Д. Пинчука (1940) и Ф. И. Завгороднего (1938) также отмечается большое влияние концентрации почвенного раствора на урожай, сахаристость и другие свойства свеклы. Результаты этих опытов показывают, что водный режим и режим питания тесно связаны и взаимообусловлены. Регулируя минеральное питание, можно более эффективно использовать ограниченные запасы влаги, предупреждать расточительное и непроизводительное расходование воды и выращивать свеклу с меньшей затратой воды на каждый центнер урожая, что особенно важно в условиях орошаемого земледелия.

РАСХОД ВОДЫ В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ ВЕГЕТАЦИИ

Колебания в расходовании воды свеклой по отдельным периодам вегетации весьма значительны. Колебания эти обусловлены сложным и многообразным комплексом факторов, в который входят степень развития листовой поверхности, изменения температуры и влажности окружающей среды, структура и влажность почвы, концентрация почвенного раствора и др. Относительно типичным примером расходования воды сахарной свеклой по периодам вегетации при разной влажности почвы могут служить данные, приведенные в табл. 106 и на рис. 57.

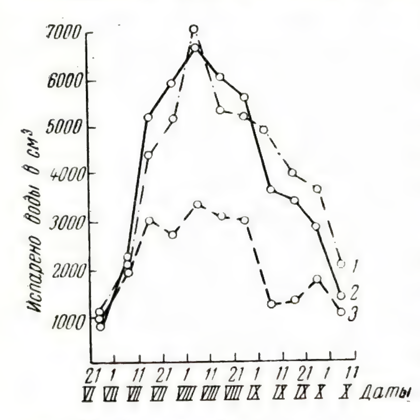


Рис. 57. Испарение воды в разные периоды вегетации сахарной свеклы в условиях различной влажности почвы:
1 — влажность почвы 90%; *2* — 60%; *3* — 30%

В отдельные годы, в связи с разными условиями внешней среды и особенностями изучаемых сортов, наблюдаются некоторые отклонения как в отношении общего количества воды, транспирированной за весь вегетационный период, так и в отдельные его периоды. Тем не менее результаты многолетних опытов, проведенных Н. И. Орловским с 1925 по 1956 г., позволяют установить и некоторые общие закономерности. Так, наибольшее количество воды, транспирируемой сахарной и кормовой свеклой первого года жизни, приходится на конец июля и начало августа; заметно меньше транспирация в сентябре, еще меньше в октябре и меньше всего в мае (не считая испарения влаги с поверхности почвы). В мае листовая поверхность свеклы еще очень невелика, и растение транспирирует лишь несколько граммов в сутки. В знойные июльские или августовские дни хорошо развитое свекловичное растение испаряет до 1—2, а иногда и более литров воды в сутки.

Сопоставление величин транспирации с динамикой роста свекловичного растения, а также с изменением метеорологических факторов приводит нас к выводу, что максимальная транспирация у свеклы в июле и августе объясняется главным образом сочетанием двух элементов: мощным развитием листовой поверхности в этот период и высоким напряжением метеорологических факторов, особенно температуры. В то же время необходимо заметить, что максимальная транспирация несколько не совпадает ни с наивысшей температурой, ни с наибольшим развитием листовой поверхности (рис. 58). Причем если вегетационный период за время с 15/V по 15/X разделить на три равные части, по 50 дней в каждой, то соот-

Таблица 106

Транспирация одного растения сахарной свеклы в разные периоды вегетации (по Орловскому, 1935)

Месяцы и декады	Средняя температура воздуха, °C	Относительная влажность воздуха, %	Транспирировано воды в л при влажности почвы			Общая листовая поверхность в $см^2$ при влажности почвы		
			30%	60%	90%	30%	60%	90%
Май—июнь	18,0	76	1,0	1,1	1,1	170	200	210
Июль	21,4	60	7,8	13,5	11,7	—	—	—
I	20,7	63	2,0	2,3	2,2	490	500	500
II	22,4	72	3,1	5,2	4,4	1200	1700	1600
III	21,0	65	2,7	6,0	5,1	1800	2800	2400
Август	19,3	74	9,5	18,2	17,7	—	—	—
I	20,0	72	3,4	6,6	7,0	2100	3500	3900
II	19,6	68	3,1	6,0	5,4	2300	3900	4200
III	18,3	71	3,0	56,0	5,3	2200	3900	4200
Сентябрь	16,8	66	4,2	29,9	12,3	2100	270[illegible]	2700
Октябрь	9,5	85	1,1	1,5	2,1	1900	2350	2200
Всего за вегетацию	—	—	23,6	44,2	44,9	—	—	—

ношение величин транспирации за каждый из этих периодов составит примерно 1:9:3. Следовательно, середина вегетации, приходящаяся на конец июля — начало августа, является наиболее критическим периодом в развитии растения сахарной свеклы в отношении потребности ее во влаге. Анализ биологических особенностей свеклы это подтверждает.

Действительно, недостаток влаги именно в то время, когда свекловичное растение имеет наибольшую листовую поверхность и способно интенсивно транспирировать воду, неизбежно ведет к нарушению водного баланса, завяданию листьев, депрессии фотосинтеза, торможению роста и задержке миграции пластических веществ.

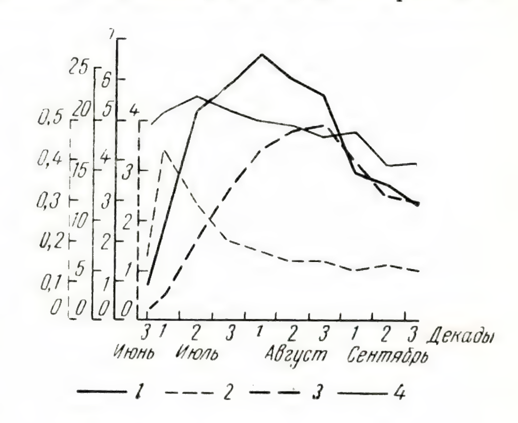


Рис. 58. Транспирация у сахарной свеклы в связи с нарастанием листовой поверхности и изменением температуры воздуха:

1 — испарение воды в $см^3$ на одно растение; *2* — на 1 $см^2$ листовой поверхности; *3*—нарастание листовой поверхности в $см^2$; *4* — изменение температуры в °C

Приведенные результаты исследований касались испарения воды в пересчете на одно растение. Что же касается интенсивности

транспирации на единицу листовой поверхности, то она достигает наибольшей величины обычно в первой половине июля и, по-видимому, зависит преимущественно от температуры воздуха.

Утверждения некоторых авторов (Кузьменко и Воробьев, 1935 и др.) о том, что в развитии свеклы наиболее критическим в отношении недостатка влаги является начальный период ее роста — май, следует признать неправильными. Уже из сказанного выше можно заключить, что наиболее губительно на урожае свеклы сказывается недостаток влаги именно в средине вегетации, т. е. в июле — августе. Это подтверждается экспериментальными данными. Так, Т. Т. Демиденко (1928) искусственно создавал засуху в июне, июле и августе. Оказалось, что урожай корней свеклы особенно сильно снижался в том случае, когда растения попадали в засушливые условия — в июле и августе. В этот же период отмечалось максимальное осмотическое давление клеточного сока в листьях. В наименьшей степени снижался урожай, когда засуха приходилась на более ранние периоды роста. Весьма показательны в этом направлении данные Ф. И. Завгороднего (1938), полученные им на Кубани (табл. 107).

Таблица 107

Влияние засухи в отдельные периоды вегетации на продуктивность и качество свеклы

Влажность почвы в % от полной ее влагоемкости в разные периоды роста: I	II	III	Вес корня, г	Вес ботвы, г	Сахаристость, %	Сбор сахара, г	Содержание вредного азота, %
60	60	60	323	60	16,2	52,3	1,007
20	60	60	216	75	16,3	35,3	—
60	20	60	78	85	14,4	11,2	2,763
60	60	20	128	21	33,4*	41,3	1,641

* Сахаристость 33,4 % в варианте с засухой в третий период вегетации объясняется некоторым подсыханием корней.

Как видно из данных табл. 107, засуха во второй период вегетации (июль — август) в наибольшей степени снизила урожай и сильно ухудшила качество свеклы, резко снизив сахаристость и повысив содержание вредного азота. Оптимальное увлажнение почвы (60%) на фоне недостаточной влажности (40%) подтверждает особую отзывчивость свеклы на увлажнение именно во вторую часть вегетационного периода. Особенно губительно влияние засухи, на-

ступающей внезапно, без предварительной закалки растений. При резком падении влажности почвы наряду с задержкой роста листовой поверхности (Орловский, 1952) происходит депрессия фотосинтеза и усиление дыхания (Вотчал, 1938). Особенно сильно эти отрицательные моменты сказываются в период, следующий непосредственно за снижением влажности (Курсанов и др., 1933). Вредное влияние недостатка влаги в июле подтверждается и опытами М. Ф. Мосюка (1941), проведенными на Мироновской станции. Естественно, что достаточная влажность почвы для сахарной свеклы желательна не только в июле — августе, но и в более ранние месяцы. Лишь в конце сентября, т. е. в период уборки урожая, благоприятна сухая погода. Долго удерживающаяся пасмурная и прохладная погода в это время, как правило, приводит к снижению сахаристости свеклы. Усиленное испарение воды в июле — августе характерно не только для основной зоны свеклосения. Даже в гораздо более южных районах, например в Киргизии, где свеклу сеют нередко уже в начале марта, она расходует в мае — июне 25—30%, в июле — августе 55—60% и в сентябре 10—15% от общего расхода воды за вегетационный период (здесь учитывается испарение влаги и почвой и свеклой) (Золотарев, 1939).

При орошении свеклы следует отдавать предпочтение дождеванию. Оно улучшает микроклимат приземного слоя воздуха и гидротермический режим растений. Применение освежительных поливов дождеванием на пшенице, свекле и других культурах показало, что оно снижает температуру листьев, увеличивает содержание в них воды и уменьшает интенсивность испарения. В результате повышаются интенсивность фотосинтеза и приросты сухого вещества растения.

ОСОБЕННОСТИ ВОДООБМЕНА СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

По вопросу о водном режиме семенных растений экспериментальных данных значительно меньше, чем о свекле первого года жизни. По данным Ивановской станции, наибольший урожай свекловичных семян был получен при влажности почвы 80% от полной влагоемкости (Товарницкий, 1926). Несколько иные данные получены во ВНИС А. Е. Максимовичем и И. П. Костенко.

У этих авторов при влажности песка 35% от полной влагоемкости урожай семян на сосуд составил 30 *г,* при влажности 50% — 38 *г,* при 75% — 61 *г.*

Таким образом, наибольший урожай был получен при наибольшей влажности песка. Но когда из семян, выращенных при разной влажности, попытались затем вырастить свеклу при влажности 40 и 60% от полной влагоемкости, то особенно продуктивными оказались семена растений, выращенных при 50%-ной влажности (табл. 108).

Таблица 108

Влияние условий выращивания семян на урожай и сахаристость полученной из них свеклы (по А. Е. Максимовичу и И. П. Костенко)

Влажность песка в % при выращивании		Вес корня		Сахаристость, %	Сбор сахара	
семян в 1955 г.	корнеплодов в 1956 г.	г	%		г	%
35	40	292	80	19,2	56	79
50	40	365	100	19,4	71	100
75	40	320	88	19,6	63	89
35	60	315	71	18,2	57	66
50	60	445	100	19,4	87	100
75	60	336	76	19,2	65	75

Многие данные по этому вопросу показывают, что как недостаточная (ниже 60%), так и избыточная влажность почвы (выше 80% от полной влагоемкости) снижают урожай семян. При этом и у семенных растений и у свеклы первого года жизни отклонение влажности почвы от оптимальной более резко сказывается на сортах сахаристого направления — Янаш и Кальник, чем на урожайных. Так, в опыте Н. И. Орловского (1961) урожай семян сорта Янаш (31,2 *г*) при 60%-ной влажности был почти равен урожаю сорта Ивановский (32,5 *г*). При недостатке влаги (30%) Янаш (19,4 *г*) заметно уступал Ивановскому (32,2 *г*), а при избытке влаги (90%) Янаш и вовсе не дал семян. Сорта Рамонской опытно-селекционной станции Р 1537 и Р 06, подобно Ивановскому, характеризуются большей пластичностью и устойчивостью урожаев корней и семян при недостатке влаги в сравнении с сахаристыми сортами.

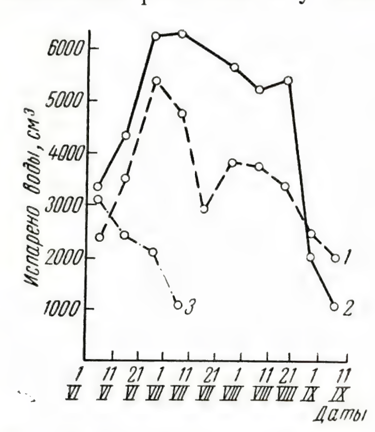


Рис. 59. Транспирация семенных растений сахарной свеклы в условиях разной влажности почвы в течение вегетации:

1 — влажность почвы 30% от полной влагоемкости; *2* — 60%; *3* — 90%

Ритм нарастания надземной массы у семенных растений иной, чем у свеклы первого года жизни, поэтому потребность их во влаге в отдельные периоды вегетации также иная. Так, если на первом году жизни максимум транспирации свеклы приходится обычно на конец июля — начало августа, то у семенных растений наибольшая потребность во влаге проявляется в конце июня, т. е. на месяц раньше (рис. 59). Следовательно, наиболее уязвимым периодом в отношении недостат-

ка влаги у семенных растений сахарной свеклы в преобладающей части зоны свеклосеяния нужно считать конец июня, т. е. время наиболее интенсивного развития испаряющей поверхности зеленой массы растений, совпадающее с периодом их цветения. Именно в этот период недостаток влаги губительно сказывается на развитии завязывающихся семян, что наблюдалось в частности, во многих районах свеклосеяния в засуху 1959 г.

Нужно, кроме того, иметь в виду, что корневая система семенных растений расположена в основном в почвенном слое до глубины 50 *см.* В связи с этим свекловичные семенники до 93% всего количества расходуемой ими воды добывают из слоя 0—50 *см,* свекла первого года жизни из этого слоя почвы расходует только 60%, а остальные 40% черпает из более глубоких слоев (Алексеева, 1946).

В заключение следует отметить, что семенные растения, как и свекла первого года жизни, лучше развиваются при влажности почвы, близкой к 60% от полной ее влагоемкости. Общая потребность в воде одного растения при влажности почвы 60% колеблется в пределах 30—75 *л* (в среднем около 45 *л*), что составляет 0,7—0,12 *л* на 1 *г* воздушно-сухих семян, а на урожай в 20 *ц/га* — около 2000 $м^3$ (Орловский, 1961). Транспирационный коэффициент у семенных растений свеклы составляет около 725 (Товарницкий, 1926). Естественно в связи с этим, что семенные растения свеклы не следует располагать в севообороте после предшественников, сильно иссушающих почву.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНОЙ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ НА ПОСЛЕДУЮЩЕЕ ПОКОЛЕНИЕ СВЕКЛЫ

Доказано, что ряд внешних факторов влияет на изменение продуктивности растений в последующем поколении. Чтобы выяснить, в какой степени влияет изменение степени влажность почвы на свойства сахарной свеклы в первой ее репродукции, методом вегетационных почвенных культур был проведен специальный опыт (Орловский, 1952). В опыте использовали сорта — И 1305 урожайного и В 023 нормального направлений. В 1946 г. сахарную свеклу выращивали в условиях резко недостаточной влажности (25%) и при достаточном увлажнении (60% от полной влагоемкости). В следующем, 1947 г. корни были высажены на семена и выращивались в таких же условиях влажности, как и в первый год. Следовательно, к концу второго года были получены семена от растений, выращивавшихся в течение двух лет при достаточной и при недостаточной влажности. Полученные от обоих вариантов семена были высеяны на третьем году опыта (в 1948 г.) при влажности почвы 60 и 25%. Результаты опыта последовательно по годам приведены в табл. 109, 110, 111.

Анализ динамики роста корня, нарастания и усыхания листьев показал (табл. 109), что влияние резко пониженной влажности

Таблица 109

Влияние влажности почвы на урожай, сахаристость и другие показатели в 1946 г. (по Орловскому, 1952)

Сорт	Влажность почвы, %	Вес корня, г	Вес корня, условно	Вес ботвы, г	Вес черешков, г	Вес черешков в % от веса ботвы	Сахаристость, %	Сахаристость, условно	Сбор сахара, г	Сбор сахара, условно
И1305	60	426	100	258	115	45	16,3	100	69,4	100
	25	275	53	120	47	39	18,5	114	41,4	60
В023	60	387	100	203	92	45	16,7	100	64,6	100
	25	196	51	137	49	36	19,3	116	37,8	59

Таблица 110

Урожай и качество семян, выращенных в разных условиях влажности почвы в 1947 г. (второй год опыта)

Сорт	Влажность почвы, %	Урожай семян с одного семенника, г	Вес 1000 семян, г	Всхожесть, %
И 1305	60	25,1	10,2	83
	25	13,1	9,8	88
В 023	60	28,8	11,7	76
	25	12,2	10,3	81

Таблица 111

Урожай и сахаристость свеклы в 1948 г. в зависимости от условий выращивания свеклы и семенников предшествующего поколения (третий год опыта)

Сорт	Влажность почвы в предшествующие два года, (1946, 1947)	Вес, г: ботвы	Вес, г: черешков	Вес, г: листовых пластинок	Вес корня, г	Вес корня, %	Сахаристость, %	Сахаристость, условно	Сбор сахара, г	Сбор сахара, %	Диаметр клеток мезофилла листа, мк
Влажность 60%											
И1305	25	255	104	141	365	100	16,9	100	61,7	100	46
	60	317	145	172	479	131	16,1	95,3	77,1	125	62
В023	25	250	108	142	343	100	17,0	100	57,3	100	48
	60	274	140	134	472	138	16,3	95,9	76,9	132	56
Влажность 25%											
И1305	25	210	86	127	282	100	17,2	100	48,5	100	—
	60	214	90	124	276	99	17,0	99	46,9	97	—
В023	25	211	80	131	262	100	17,6	100	46,1	100	—
	60	213	86	127	255	98	17,3	98	44,1	96	—

почвы сказалось в основном в депрессии нарастания ассимиляционной поверхности, в частности, в торможении нарастания новых листьев и в особенности в резком уменьшении площади каждого листа. В 1947 г. урожай семян, выращенных в условиях засухи, был у обоих сортов резко пониженным, тогда как показатели качества семян в обоих вариантах опыта в пределах одного сорта были весьма близкими (табл. 110). Тем не менее результаты выращивания урожая от этих семян, внешне близких по своим качествам, оказались неожиданными (табл. 111). С первых дней вегетации проростки растений разных вариантов опыта четко различались между собой по мощности развития в зависимости от условий выращивания предыдущего поколения. Важно отметить, что влияние условий выращивания предшествующей генерации сказалось не только на мощности развития и конечной продуктивности потомства (табл. 111), но и на их анатомической структуре. Особенно это касается молодых растений. Правда, влияние засухи в дальнейшем в онтогенезе заметно ослабляется, если поместить растения в условия достаточной влажности почвы (Гомоляко, 1957).

Растения, произраставшие в 1948 г. при достаточном увлажнении (60%), различались мощностью развития в зависимости от воспитания предшествующего поколения. Разница сохранялась до самой уборки урожая. Но у растений, произраставших при влажности 25%, разница в развитии, наблюдавшаяся в начале вегетации, затем постепенно сгладилась. По-видимому, резкий недостаток влаги в почве в 1948 г. почти одинаково губительно сказался на всех растениях независимо от условий выращивания предыдущих генераций.

Растения, находившиеся в условиях достаточной влажности, полученные из семян, выросших при той же влажности (60%), имели значительно более мощные ботву и корень и на 25—32% сахара больше, чем растения из семян, выращенных в условиях резкой засухи (25%). Различия в сахаристости были выражены в меньшей степени и притом в обратной зависимости: потомство растений, семена которых в предыдущей генерации были выращены при недостатке влаги (25%), оказалось более сахаристым (на 0,7—0,8%), чем потомство растений от семян, выращенных при влажности 60%. В тех случаях, когда все растения на третьем году выращивали при влажности почвы 25%, наблюдалась иная картина. Растения из семян, выращенных в предыдущей генерации при влажности 60%, несмотря на некоторое преимущество в весе ботвы и корня в начале вегетации (Орловский, 1952), не только не сохранили этого преимущества до уборки, но, наоборот, к концу вегетации даже несколько уступали растениям из семян, выращенных при 25%-ной влажности, и по весу корня, и по сбору сахара. В данном случае некоторый ксероморфизм, выработавшийся в условиях засухи в предыдущей генерации, по-видимому, положительно сказался в потомстве.

В 1955 г. опыты в этом направлении были продолжены во ВНИС

(Киев) А. М. Максимовичем, А. С. Оканенко и И. П. Костенко. В песчаных культурах были выращены семена сахарной свеклы сорта В 020 нормального направления при разной влажности песка с внесением полуторной дозы питательной смеси ВНИС. Урожай семян на сосуд составил: при влажности песка 35% — 30 *г*, при влажности 50% — 38 *г* и при влажности 75% — 61 *г*. Однако снижение урожая семян в условиях меньшей влажности не сопровождалось ухудшением их фракционного состава. В следующем, 1956 г. семена всех трех вариантов были высеяны в почвенных вегетационных культурах при влажности почвы 40 и 60%. Из семян, выращенных в 1955 г. при недостаточной влажности (35%), выросла свекла, давшая наименьший урожай корней; сбор сахара в этом варианте также был самым низким. Семена, выращенные при относительно избыточной влажности (75%), также дали урожай более низкий, чем семена, выращенные при оптимальной (60%) влажности. Последующие опыты Л. Д. Прусаковой (1957), П. А. Генкеля и К. Н. Марголиной (1954) и других авторов подтвердили на ряде культур большое влияние условий выращивания растений на изменение свойств последующего поколения. Это наблюдение имеет важное значение в селекции и особенно в семеноводстве растений.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ И ЕЕ СВЯЗЬ С ФОТОСИНТЕЗОМ

Остановимся на некоторых моментах водного режима свеклы, помогающих раскрыть характер ведущих физиологических процессов, которые в конечном итоге связаны с созданием урожая свеклы.

Одним из таких моментов является интенсивность транспирации в различные часы дня в связи с нарастающим дефицитом воды в тканях растений. Прежние представления, основывающиеся на том, что суточный ход транспирации следует параллельно изменениям температуры, относительной влажности и солнечной радиации на основе законов, установленных Дальтоном и Стефаном (цит. по Костычеву, 1934), не подтвердились.

А. С. Оканенко и Ф. И. Завгородний (1928) изучали транспирацию через короткие промежутки времени: 10 и 15 *мин*. Эти наблюдения показали ряд особенностей, которые раньше, при длительных интервалах наблюдений, оставались незарегистрированными. На рис. 60 изображен ход интенсивности транспирации у растений сахарной свеклы в течение дня и параллельно испарение с поверхности физического тела — атмометра и свободной поверхности воды при различной напряженности инсоляции. На графике видно, что в первую часть дня, до 12 *ч* 15 *мин*, наблюдается ровный ход напряженности инсоляции, температуры воздуха и испарения атмометра. В то же время у обоих растений ход транспирационных кривых имел пульсирующий характер, индивидуальный для каждого растения. Подъемы и падения кривой у отдельных растений не сов-

падают во времени. Во вторую половину дня солнце было закрыто облаками. В этих условиях изменения интенсивности транспирации происходили параллельно усилению или уменьшению инсоляции. Эта синхронность кривой транспирации и кривой напряжения инсоляции при экранировании солнца облаками и полное отсутствие синхронности при открытом солнце наблюдаются во всех опытах.

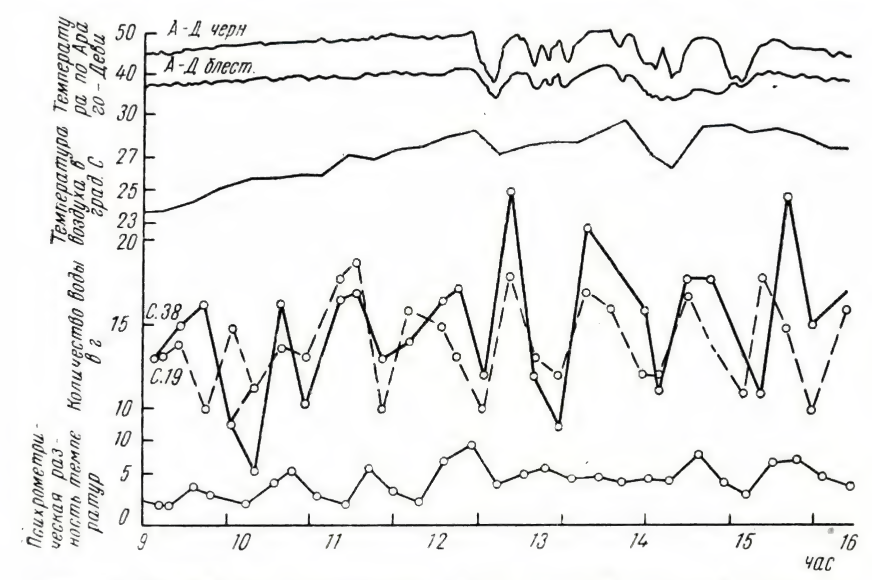


Рис. 60. Дневной ход транспирации у двух растений сахарной свеклы, сохранивших тургор в течение всего дня

Только подвядающие растения имеют менее изломанную кривую транспирации с меньшей амплитудой колебаний при неэкранированном солнце.

Резко выраженная пульсация кривой транспирации при высокой инсоляции — первый симптом «лихорадочного» состояния, начинающегося нарушения водного баланса растения. Однако в это время растение еще справляется с начинающейся депрессией, но позже, когда оно теряет тургор и ход кривой становится более плавным, начинается расстройство водного режима растения.

Что касается резко выраженного пульсирующего характера кривой транспирации, то исчерпывающего объяснения этого явления мы не имеем. В частности, подсчеты Куртиса (Curtis, 1936) показывают, что при небольших превышениях температуры листа по сравнению с окружающим воздухом происходят резкие изменения градиента давления водных паров от межклетников к наружной среде. Так, превышение температуры на 1°С эквивалентно снижению относительной влажности наружного воздуха на 6,4%, а превышение температуры на 5°С (что, по Куртису, бывает довольно

часто) эквивалентно снижению относительной влажности внешней среды на 35,5%. Разница температур листа и воздуха, по мнению Куртиса, важнейший фактор, влияющий на интенсивность транспирации. Если параллельно температуре воздуха повышается температура листа, то вопреки обычным представлениям транспирация должна остаться прежней, так как градиент давления паров воды не меняется (при отсутствии ветра). По данным тщательных измерений А. Е. Вотчала, выполненным термоиглой, температура листа быстро изменяется: в условиях Киева в пределах ±3°С от температуры воздуха. Этот факт, следовательно, может быть одной из причин пульсирующего хода транспирации. В эти моменты происходят вспышки транспирации, которые, снижая температуру листа и уменьшая содержание воды в близлежащих тканях, в последующие моменты содействуют падению транспирации, а вместе с тем и поднятию температуры листа. С другой стороны, вспышки транспирации способствуют неравномерному поступлению воды в растение. В связи с этим в почве в зоне корней количество воды изменяется, и поступление ее в растение начинает отставать от расхода на транспирацию необходимой интенсивности. Последнее также содействует поднятию температуры листьев в знойную погоду. Это подтверждается определениями температуры листьев в поле в зависимости от влажности почвы, выполненными И. И. Салтыковым (1961). При влажности почвы 30—40% температура средних листьев была на 5,3°С выше температуры воздуха, при 60—70% — на 2,8°С [1]. Содержание воды в листьях в связи с разрывом между транспирацией и поступлением воды меняется.

В опыте, проведенном 18/VIII 1926 г. в облачный день, при температуре воздуха 13,4—20,8°С и относительной влажности воздуха 51—82%, использованы две физиологические расы свеклы — первая N 0,05 имеет окраску по Вотчалу 9,53, вторая N 0,013 имеет окраску 7,5—8 (Ермоленко, Мина, Оканенко, 1928). У растений первой расы содержание воды в 6 *ч* составило 87,44%, к 14 *ч* оно понизилось до 83,76% (депрессия 4,18). У растений второй расы в 6 *ч* влажность листьев составила 93,04%, а в 14 *ч* — 86,61% (депрессия 3,43).

Более подробные результаты опыта тех же авторов приведены в табл. 112.

---

[1] Многие исследователи считали, что пульсирующей транспирации не существует, что подобный эффект является следствием наблюдений через короткие интервалы времени. В настоящее время это явление получило существенное подтверждение в исследованиях С. Л. Пумпянской (1961). Исследуя транспирацию в факторостатных условиях довольно тонкими методами, автор показала существование ритма транспирации, приуроченного ко времени суток, а также изменения этого ритма при существенном нарушении фотопериода. При нарушении водного режима она наблюдала импульсный ход транспирации, подобный ходу, наблюдаемому при естественном нарушении водного режима. В то же время ей удалось показать, что импульсный ход транспирации обусловлен колебательными движениями устьиц. На основании своих исследований автор приходит к заключению, что причиной возникновения ритмических колебаний транспирации является резкая смена условий.

Таблица 112

Содержание воды в различные часы дня у растений разных физиологических рас

Характеристика рас	Содержание воды, %		Депрессия содержания воды	Депрессия содержания воды с поправкой на накопленные ассимиляты
	в 10 *ч* 30 *мин*	в 14 *ч*		
Неувядающая листва, окраска 12, темная	84,68	81,12	3,56	2,06
Слабо подвядающая листва, окраска 11,5	84,40	80,01	4,39	2,34
Подвядающая листва, окраска 11	84,20	80,90	3,30	1,90
Подвядающая листва, окраска 8	85,25	81,64	3,61	1,83
Неподвядающая листва, окраска 7	86,35	84,18	2,17	0,85

Опыт был проведен 20/VII при температуре воздуха 20,6—25,2°С. Относительная влажность в течение дня изменялась от 65 до 38%. Облачность 5—2. Сумма прямой радиации до 10 *ч* составила 309 *кал,* до 14 *ч* — 592 *кал.*

К полудню обычно содержание воды в листьях падает, так как возникает разрыв между транспирацией и поступлением воды в растение. Обычно говорят, что наступает депрессия в содержании воды. Величина суточной депрессии в обычных условиях составляет около 2—8%. Общий дефицит воды за время засухи может быть значительно выше. Молодые, но уже выросшие растения обычно более стойки к потере воды, чем старые. При одинаковых климатических и почвенных условиях депрессия в содержании воды может быть разной у различных растений. Так, у темно-зеленых растений с повышенным количеством хлорофилла недостаток содержания воды бывает обычно более заметным, чем у светло-зеленых. Но у легко подвядающих рас депрессия в содержании воды часто бывает не больше, чем у обычных неувядающих рас. Кроме того, подвядающие расы содержат в листьях утром столько же воды, сколько и неподвядающие; при малейшем уменьшении содержания воды сначала опускаются верхушки листьев, а затем вянут все листья целиком. Измерение сосущей силы таких листьев по методу плазмолиза показывает, что она достигает очень больших величин (вдвое выше и более, чем у нормальных невянущих рас).

Попытки определения растяжимости клеточной оболочки показали, что последняя все время меняет свой периметр, и таких резких картин при подвядании, которые наблюдала Т. А. Красносельская-Максимова на примере *Impatiens*, обнаружить не удалось.

Листья вянущих и невянущих рас, отрезанные под водой от растений и поставленные черешками в воду, ведут себя неодинаково: листья вянущей расы начинают терять тургор значительно раньше, чем невянущей. Измерение проводящей системы (число пучков, со-

судов и их диаметр) у этих рас, выполненное П. Е. Ярошевским, показало, что она развита у листьев обеих рас примерно одинаково [1].

Подвядающие расы — пример ярко выраженных явлений расстройства водного баланса. Между такими расами и расами неподвядающими, при обычных условиях с нормальным водным балансом, существует много переходных типов с менее ярко выраженными признаками расстройства. Е. Ф. Вотчал, проводивший киносъемки различных растений в течение всего солнечного дня, показал, как растение начинает постепенно подвядать, снижать тургор листьев и черешков, как оно в течение дня сначала несколько опускает листья, а затем начинает то опускать, то снова подымать их. Он показал, что у различных индивидуумов этот процесс идет по-разному.

Измерение температуры листьев (Miller, Sannderus, 1923; Clum, 1926; Вотчал, 1938) показало, что обычно температура их колеблется близко к уровню температуры окружающего воздуха. При повышении инсоляции и температуры воздуха температура листьев может сначала отставать от температуры воздуха, а затем догоняет и превышает ее. В особенности часто это бывает при отсутствии ветра (Moreland, 1937).

Если повышение температуры происходит параллельно снижению транспирации, то оно может сопровождаться значительно бо́льшим расстройством водного баланса. Еще более заметна разница в температуре корней у подвядающих и неподвядающих растений. По наблюдениям Н. П. Потапиевского летом 1936 г., температура корня у подвядающих растений была на 7—9°С выше, чем у неподвядающих (по Копачевской, 1939). Такие перегревы листьев и корней не только отражаются на интенсивности физиологических процессов, но и могут менять их направление и в конечном счете привести к повреждениям и даже гибели растения.

Расстройство водного и теплового балансов неразрывно связано с расстройством обмена веществ, которое выражается в усилении дыхания. Выше уже упоминалось, что кривая ассимиляции CO_2 при неэкранированном солнце идет не синхронно кривой инсоляции, а временами снижается до компенсационного пункта и опускается еще ниже. Это совпадает с подвяданием листьев и с их перегревом. Депрессия ассимиляции CO_2, естественно, сопровождается снижением урожая сухого вещества. Таким образом, существует связь между процессами транспирации и ассимиляции. Она реализуется не по линии химического соотношения — испарения воды и усвоения углекислоты, а по линии влияния транспирации на конституционные условия процесса ассимиляции в клетке вследствие того, что она является в этих случаях ведущим звеном нераздельного физиологического комплекса.

---

[1] По неопубликованным данным П. Е. Ярошевского.

Сопоставляя интенсивность транспирации и интенсивность фотосинтеза, Е. Ф. Вотчал и А. М. Кекух пытались найти между ними зависимость, в связи с чем Е. Ф. Вотчал ввел понятие «транспирационный коэффициент ассимиляции». Однако анализ цифр не позволил им установить эту зависимость. Сопоставления подобных величин в работах лаборатории фотосинтеза Института физиологии растений УССР (Починок, Оканенко, 1959) показали, что изменение транспирации и фотосинтеза идет неодинаково при различном водном режиме и разных климатических факторах. На рис. 61 видно, что с повышением инсоляции повышается температура листа и понижается относительная влажность воздуха. Оба эти индекса могут благоприятствовать повышению фотосинтеза, но до некоторого предела. У растений, выращенных при влажности 40%, интенсивность фотосинтеза повышалась с поднятием транспирации до 3,5 *г/дм²* в час, а с дальнейшим повышением транспирации (вследствие повышения энергетических факторов) она падала.

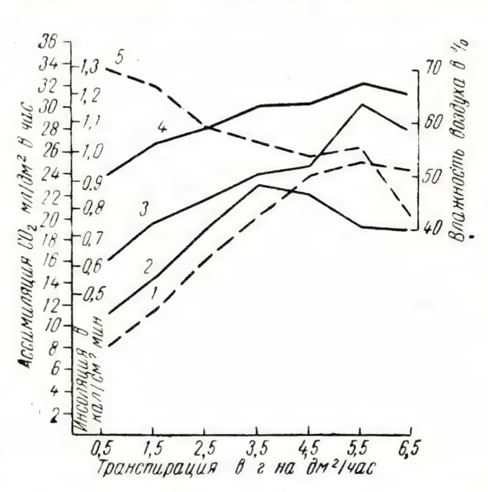


Рис. 61. Интенсивность фотосинтеза у растений свеклы в зависимости от транспирации:

1 — ассимиляция при влажности почвы 60%; *2* — ассимиляция при влажности почвы 40%; *3* — суммарная инсоляция; *4* — температура в камерах; *5* — относительная влажность воздуха

У растений, выращенных при влажности 60%, повышение интенсивности фотосинтеза сопровождается повышением интенсивности транспирации до величины в 5,5 *г/дм²* в час; при дальнейшем повышении транспирации фотосинтез снижается.

ТЕОРИЯ ЗАСУХОУРОЖАЙНОСТИ Е. Ф. ВОТЧАЛА

Изучение расстройства водного режима как элемента неразрывного физиологического комплекса было положено Е. Ф. Вотчалом в основу его теории производственных свойств свеклы и, в частности, урожайности и засухоурожайности (Вотчал, 1938).

Сущность действия засухи заключается в расстройстве комплексного физиологического баланса. Под действием сильной инсоляции и высокой температуры возникает разрыв между поступлением и расходом воды. Начинается «лихорадка» в отношении транспирации, которая при дальнейшем развитии может вызвать подвядание и увядание. Параллельно наступает расстройство теплового баланса — повышение температуры листьев и, как следствие, расстрой-

ство обмена веществ: усиление дыхания и снижение ассимиляции. Таким образом, неурожай, по Вотчалу, возникает вследствие патологического расстройства обмена веществ растения.

В поле в любой популяции, по представлениям Вотчала, есть «больные» и «здоровые» растения. «Здоровые» — это те, у которых нормальный комплексный физиологический баланс не нарушается или нарушается только при крайнем напряжении абиотических факторов. У «больных» растений в этих условиях легко нарушается водный режим, а вслед за этим — комплексный физиологический баланс. Ясно, что урожай больных растений будет ниже, чем урожай здоровых. Урожай растений, формирующийся в результате ассимиляции за весь период вегетации, зависит от характера напряженности абиотических факторов в отдельные дни. Чем больше дней с высокой инсоляцией, температурой и большим дефицитом влажности, при которых наступает расстройство физиологического баланса, тем меньше будет урожай этих растений и тем бóльшая будет разница между урожаем больных и здоровых растений (по Вотчалу).

В засушливые годы патологические расстройства физиологического баланса достигают своего крайнего выражения, и получается полный неурожай. По Вотчалу, здоровые растения обладают потенциальными способностями и в отношении засухоурожайности. Таким образом, «мерой засухоурожайности растения является степень устойчивости здорового (а значит, и работоспособного) состояния его листьев во время знойных и сухих дней».

Эти представления Е. Ф. Вотчала относятся, конечно, к тем растениям, которые имеют потенциально высокую продуктивность, но не могут реализовать ее вследствие расстройства водного режима. Существуют растения, которые сохраняют благоприятный водный режим, но не обладают потенциально высокой продуктивностью. Так, например, большинство диких видов рода *Beta* не подвядают, но дают низкий урожай. Эти случаи выходят из круга теории засухоурожайности.

Исходя из вышеизложенных представлений, Е. Ф. Вотчал делал и практические предложения для селекции. Растениевод должен внимательно следить за поведением растений в жаркие дни в поле, наблюдать за постепенным развитием болезненных симптомов расстройства физиологических функций, особенно интересны начальные стадии их развития и переход к подвяданию. И. Ф. Бузанов (1938) показал, что у основания листа температура тех листьев, у которых подвядали верхушки, не только не выше, а даже ниже, чем у растений с неподвядающими верхушками листьев. По-видимому, в растении, потерявшем тургор в верхушках и перегревшихся местах, для ликвидации этих явлений транспирация настолько усиливается, что температура падает. Однако при дальнейшем развитии подвядания температура листа начинает подниматься.

Так как получить прямые показатели расстройства физиологического баланса в поле довольно трудно, Е. Ф. Вотчал для диагно-

стики состояния баланса дает ряд простых симптомов, доступных для наблюдения и оценки. Это прежде всего изменение блеска листа вследствие изменения его тургесценции. Для учета этих явлений Вотчал сконструировал шкалу блеска (рис. 62); в качестве эталонов использованы клиновидные стекла, отшлифованные при помощи порошков с разной крупностью зерна. Прикладывая шкалу к листу, можно оценить степень матовости листа.

Вторым признаком является изменение механических свойств мезофилла листьев. Нормальный тургесцентный лист свеклы легко ломается при сгибании и не вытягивается при растяжении. Подвядший лист не ломается, он очень эластичен. При вытягивании он удлиняется, а его поверхность приобретает блеск почти такой же как при нормальном тургоре. При прекращении растягивания лист опять становится матовым. Для диагностики достаточно растягивать соответствующие места руками. Для более точных оценок Вотчал сконструировал прибор—тензиметр, позволяющий определить предельное напряжение для разрыва листа. Также характерны изменения зеленой окраски листа в «утомленных» местах листовой пластинки вследствие сильной инсоляции. При наблюдении этих явлений можно пользоваться шкалой для определения окраски листьев. И, наконец, общий вид растений — степень опускания листьев и черешков — дополняет вышеприведенные диагностические приемы.


Рис. 62. Шкала блеска Е. Ф. Вотчала

* *
*

Борьба с засухой должна идти как по линии создания засухоурожайных растений, так и по линии ликвидации засухи — подачи воды к корням. В этом случае растения быстро восстанавливают свою работоспособность. Особенно важно соответствующими агротехническими мероприятиями обеспечить и сохранить необходимую растению воду в том количестве, которое спасало бы его от расстройства физиологических функций.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М. Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань, 1948. Алексеева Е. Н. Тр. Рамонск. опытно-селекц. станции, VI. Воронеж, 1946. Бузанов И. Ф. Научн. зап. по сах. пром., 1938, 1—2. Бузанов И. Ф. Агробиологические особенности сахарной свеклы в разных клима-

тических условиях. Киев, 1960. Вотчал Е. Ф. Научн. зап. по сах. пром., 1938, 3—4. Генкель П. А. и Марголина К. Н. Физиол. раст. 1954, I. 1. Гомоляко С. Е. Тр. ВНИС, 35, Киев, 1957. Демиденко Т. Т. Изв. ТСХА, 1928, кн. 2. Демиденко Т. Т., Мартынова Г. Р. Изв. АН СССР, сер. биол., 1938, 2. Ермоленко А. П., Мина И. Д., Оканенко А. С. Тр. Научн. ин-та селекции, 2. Киев, 1928. Завгороднiй. Ф. I. В сб. памяти академика В. Н. Любименко. Киев, 1938. Завгороднiй Ф. Тр. Київськ. с.-г. iн-ту, 1940, II. Золотарев С. Н. Сб. «Основные н.-и. работы ВНИС за 1937 г.». Л., Пищепромиздат, 1939. Кекух А. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1938, 5—6. Копачевская М. Н. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1937 г.». Л., Пищепромиздат, 1939. Костычев С. П. Физиология растений. Л., Могиз, 1934. Кузьменко А. А. и Воробьев С. О. Биологические основы орошения полевых культур. М., Изд-во АН СССР, 1935. Курсанов А., Благовещенский В. и Казакова М. Бюлл. МОИП, 1933, 13, 2. Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л., Изд-во АН СССР, 1926; Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. М., Изд-во АН СССР, 1944. Малюшицкий Н. К. Тр. ЦИНС, 1929, 2. Михайлова А. Д. Сах. свекла, 1958, 8. Мосюк М. Ф. Свекловодство М., Сельхозгиз, 1941. Оканенко А. и Завгородний Ф. Тр. Научн. ин-та селекции, 2. Киев, 1928. Орловский Н. И. Изв. Главн. бот. сада, 1926, 25, 3; Научн. зап. сах. пром. 1935, 4; Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1944—1947 гг. Киев, 1950; Изв. АН СССР, сер. биол., 1952, 4; Основы биологии сахарной свеклы, Киев, 1961. Петров Е. Г. Тезисы докладов совещания по физиологии растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1940. Пинчук В. Д. В кн.: «Свекловодство», I, Киев, 1940. Попов В. П. Методика и материалы по изучению динамики почвенной влаги. Киев, 1933. Починок Х. М., Оканенко А. С. В кн.: «Фiзiологiчнi основи пiдвищення продуктивностi рослин». Київ, 1959. Прусакова Л. Д. В сб.: «Биологические основы орошения». М., Изд-во АН СССР, 1957. Прянишников Д. Н. Из результатов вегетационных опытов. М., 1916. Пумпянская С. Л. Суточный ход транспирации растений в условиях искусственного освещения. Автореф. канд. дисс. Л., 1961. Рубашев А. Б. Научн. зап. по сах. пром., 1937, 2. Рубин Б. А. Курс физиологии растений. М., «Высшая школа», 1961. Салтиков I. I. Вiсн. с.-г. науки, 1961, 5. Сербин С. С. Тр. ВНИС, 1959, 34, Сказкин Ф. Д. Тезисы докладов совещания по физиологии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1940. Слезкин П. Р. Журн. опытн. агрономии, 1908, 9. Сiрик П. А. Наук. працi Укр. досл. iн-ту землеробства, 1959, 9. Тимошенко С. В. Свекловичное полеводство, 1936, 6. Товарницкий В. Н. Научно-агрон. журн. 1926, 2. Briggs L. I. a. Shantz H. L. J. of Agric. Res., 1914. Clum. Am. J. of Bot., 1926, **XIII**, 3. Curtis Otis. Plant Physiol., 1936, 7, 3. Krüger W., Wimmer Q. Ztschr. d. Wirtschaftgr. Zuckerin., 1923. Miller a. Sannderus. J. of Agric. Res., 1923, 26, 15. Moreland F. Plant Physiol., 1937, 12.

ДЫХАНИЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Окислительно-восстановительные процессы живого организма, характеризующиеся тратой энергии и вещества, объединяются под названием дыхания. Окончательными продуктами дыхания обычно являются углекислый газ и вода, но от такого пути распада возможны различные отклонения. Так, например, уксуснокислые бактерии окисляют этиловый спирт до уксусной кислоты, а у суккулентных растений окисление сахара в определенных условиях может остановиться на этапе яблочной кислоты. Тем не менее и такого рода превращения следует относить к дыханию.

Следует отметить, что в образовании урожая дыхание наравне с фотосинтезом играет ведущую роль. В рамках дыхательного обмена могут происходить различного рода изменения, оказывающие существенное влияние на жизнь растения. Например, в теле растения могут накапливаться продукты неполного окисления или продукты более восстановленные, чем исходный дыхательный материал. Все эти отклонения вызываются различными неблагоприятными условиями окружающей среды — высокой температурой, морозами, недостаточным водоснабжением и т. д. При этом в растении резко ухудшается внутриклеточная среда, что отрицательно сказывается на ведущих функциях растения: росте, фотосинтезе, минеральном питании, от которых зависят размер и качество урожая, формирование стойкости растений к заболеваниям и неблагоприятным воздействиям факторов окружающей среды.

Дыхание растений, протекающее с вовлечением свободного кислорода, называется аэробным. На каждую потраченную молекулу моносахаров выделяется 674 большие калории энергии.

На протяжении некоторого времени дыхание растения возможно также и в отсутствие воздушного кислорода. При этом организм использует связанный кислород дыхательного материала и воды. Такое дыхание было названо С. П. Костычевым анаэробным, а Пфлюгером — интрамолекулярным. При анаэробном дыхании на одну распавшуюся молекулу моносахара выделяется около 28 больших калорий тепла.

Анаэробное дыхание в чистом виде энергетически невыгодно для высшего растения, а конечные его продукты вредны. Начальные звенья анаэробного дыхания, до момента образования пировиноградной кислоты включительно, являются необходимой составной частью аэробного дыхания: этими процессами начинается превращение углеводов.

Однако следует отметить, что до настоящего времени остается невыясненным наиболее выгодное для получения максимального урожая сочетание между процессами усвоения кислорода воздуха и выделения углекислого газа. Имеющиеся в этом направлении данные касаются лишь резких нарушений в согласованности этих процессов, пагубных для жизни и урожая растений. Так, у пшеницы в условиях засухи изменения дыхательного процесса выражаются в депрессии поглощения кислорода и повышении дыхательного коэффициента. Еще более резкая депрессия поглощения растением кислорода наблюдается у озимых хлебов в период зимовки, когда почти вся вода переходит в лед и озимь подвергается сильному обезвоживанию. Обезвоживание бывает столь значительным, что поглощение кислорода может временно остановиться. У сахарной свеклы депрессия дыхания по кислородному узлу наблюдается довольно часто в летние полуденные часы, при возникновении в растении водного дефицита.

Приведенные примеры нарушений дыхательной функции свидетельствуют о необходимости физиологического исследования этих явлений для выяснения наиболее выгодных для повышения урожайности соотношений между системами ферментов, слагающих дыхание. Таковы ближайшие задачи в области изучения дыхания, решение которых может оказать существенную пользу производству.

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ

При определении интенсивности дыхания наиболее удовлетворительные данные получаются с помощью респирационного метода. Респирационные аппараты дают возможность одновременно характеризовать дыхание как по поглощению кислорода, так и по выделению углекислого газа.

Конструкции респирационных аппаратов весьма разнообразны. Широко известен прибор Варбурга, позволяющий вести работу с очень малыми навесками испытуемого материала. Описанный ниже респирационный аппарат рассчитан на работу с большими навесками. Размер его может быть различным в зависимости от объема и формы исследуемых частей растения. Респирационные аппараты такой конструкции позволяют определять дыхание, не нарушая целостности испытуемых образцов: плодов, клубней, корнеплодов, листьев. Определение дыхания семян, почек, узлов кущения хлебных злаков производится в аппаратах небольшого размера, рассчитанных на работу с навесками в 5—10 *г*.

Респирационный аппарат, применявшийся в наших опытах (рис. 63), состоит из двух частей: стеклянной камеры *А* для объекта исследования и резервуара *В*, вмещающего обычный воздух в объеме обеспечивающем снабжение кислородом исследуемого объекта. Если растение в течение опыта должно потребить 50 *мл* кислорода, то для обеспечения нормального дыхания аппарат должен вмещать около 1 *л* воздуха. В камере *А* на кольцевом выступе находится перфорированное фарфоровое или из органического стекла донце, на которое помещается объект исследования. На дно камеры наливают титрованный раствор барита для улавливания CO_2, выделяемого растением. Резервуар *В* соединен с камерой *А* трубкой *Д*, благодаря чему во всем приборе устанавливается одинаковое газовое давление. Аппарат снабжен манометром, позволяющим следить за давлением в приборе.

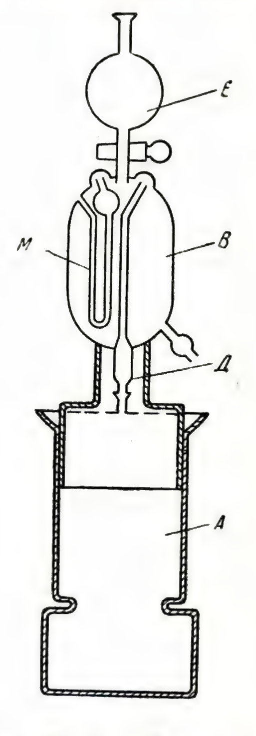


Рис. 63. Устройство респираторного аппарата:
А — стеклянная камера, в которой помещается объект исследования; *В*—резервуар для чистого кислорода; *Д*—соединительная трубка с пипеткой; *М* — манометр; *Е*—воронка

Во время работы аппарата углекислый газ поглощается щелочью в камере *А*. Количество углекислого газа определяют титрованием щелочи. Поглощение растением кислорода приводит к уменьшению давления газа в приборе и расхождению менисков в манометре. Сдвинувшиеся со своих мест мениски возвращают к одному уровню путем прибавления воды в резервуар *В*; в этом случае объем приливаемой воды равен объему потребленного растением кислорода. Таким образом, измеряя объем воды, добавленной в резервуар *В* до выравнивания менисков, через определенные интервалы времени определяют ход поглощения кислорода изучаемым объектом.

В связи с возможными изменениями объема газов в работающих респирационных аппаратах под действием физических условий наружной среды — температуры, давления атмосферы — необходимо вести наблюдения за контрольным аппаратом, не содержащим растительного объекта, и вносить соответствующие поправки в данные опыта. Щелочь в аппаратах должна перемешиваться каким-либо способом, лучше непрерывно с помощью магнитной мешалки.

Аппараты устанавливаются в помещении, расположенном в северной части здания. Приборы позволяют вести работу в зимнее время в природной обстановке, но в этом случае воду заменяют крепким раствором поваренной соли.

Полученные данные поглощения растением кислорода прирав-

нивают к условиям температуры 0°С и давления 760 *мм рт. ст.* по известной формуле.

$$V_0 = \frac{V_t H}{(1 + \alpha t) \cdot 760}.$$

ФОРМИРОВАНИЕ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

Многие свойства дыхательной системы взрослого свекловичного растения формируются в ранний период жизни растения, начиная с прорастания семени.

Семена в своевременно убранных и, казалось бы, совершенно созревших плодах сахарной свеклы не обладают еще окончательно сформировавшейся дыхательной системой.

Эта особенность семян, выработанная в ходе эволюции, весьма полезна для растений свеклы, так как развивающаяся дыхательная система растений может широко приспосабливаться к условиям окружающей среды.

Влияние на дыхание семян сахарной свеклы экстрактивных веществ околоплодника. С наступлением благоприятных условий семена всех растений начинают набухать и прорастать. При этом вода, поступающая в семя, проходит через семенную оболочку, а у свеклы, помимо того, еще и через одревесневшие ткани околоплодника. На пути вода извлекает из околоплодника все, что в ней может раствориться, и такой экстракт поступает в семя.

Влияние экстракта околоплодника свеклы на дыхание семян в первом приближении исследовано И. М. Толмачевым (1940) в опытах с зерновками пшеницы. Зерновки пшеницы замачивали в экстрактах свекловичных околоплодников различной концентрации. Исходный экстракт получали путем обработки навески околоплодников водой из расчета один к одному.

Результаты опытов показали, что экстрактивные вещества свекловичных околоплодников тормозят дыхание пшеничных зерновок, и тем сильнее, чем выше была концентрация экстракта. Следует полагать, что экстрактивные вещества свекловичных околоплодников обусловливают депрессию дыхания и у семян сахарной свеклы. Действительно, набухшие свекловичные семена с околоплодниками дышат менее интенсивно, чем семена без околоплодников (табл. 113).

Пониженную интенсивность дыхания свекловичных соплодий на начальном этапе их прорастания следует, очевидно, считать, приспособительным свойством растения, отодвигающим сроки активного прорастания на более теплый период. Мобилизуя запасные энергетические продукты малыми порциями, растение использует их наиболее рационально.

Поскольку ткани околоплодников свеклы имеют высокие дыхательные коэффициенты, можно думать, что в состав экстрактивных

Таблица 113

Дыхание набухших дробленых плодов, голых семян и околоплодников сахарной свеклы (температура около 10° С) (по Толмачеву, 1940)

Объект исследования	Навеска воздушно-сухого вещества, *г*	Поглощение O_2 в *мл* на 100 *г* вещества в 1 *ч*	Выделение CO_2 в *мл* на 100 *г* вещества в 1 *ч*	$\frac{CO_2}{O_2}$
Голые семена (1592 шт.)	4,9518	27,52	25,50	0,93
Дробленые плоды, содержащие 1592 семени	10,3120	6,01	5,19	0,86
Околоплодники, взятые от дробленых плодов	12,4274	3,99	6,48	1,62

веществ должны входить органические кислоты. Они несомненно поступают в семя и тормозят дыхание на первых этапах прорастания. Действительно, путем распределительной хроматографии на бумаге бельгийскому исследователю Массару удалось выделить из свекловичных околоплодников несколько органических кислот: *п*-оксибензойную, ванилиновую, *п*-кумариновую и феруловую. Феруловая кислота, представляющая монометиловый эфир кофейной кислоты, оказывает наиболее сильное тормозящее действие на прорастание семян и в связи с этим и на их дыхание. Подобным образом на прорастание семян действуют и некоторые аминокислоты, например, триптофан (Колобова, Кудряшова, 1960).

Изменения в семени, происходящие под влиянием веществ околоплодника, в свою очередь, вызывают изменения в обмене веществ проростков (Rouboux, Lazar, 1952). О масштабе таких изменений можно судить по энергетическим свойствам проростков.

Определение теплоты горения сухого вещества свекловичных проростков, полученных из обычных клубочков, и семян, лишенных околоплодников, показало, что в первом случае калорийность 4-дневного проростка составляет 4764 мал. *кал,* а 7-дневного — 4437 мал. *кал.* Во втором случае — соответственно 5479 и 5514 мал. *кал.* Таким образом, калорийность проростков из голых семян выше калорийности проростков из клубочков на 4-е сутки на 715 мал. *кал,* а на 7-е — на 1077 мал. *кал.* Следовательно, экстрактивные вещества околоплодника оказывают влияние на дыхание и энергетические свойства не только семян, но и проростков на первых этапах их роста. Распространяется ли это влияние на взрослые растения и их урожайность — покажут дальнейшие исследования.

Влияние кислородного режима. Среди комплекса внешних факторов большое влияние на формирование дыхательной функции принадлежит кислороду. Исследованиями А. И. Опарина (Oparin, 1922), проведенными на проростках пшеницы, обнаружено, что дыхательные ферменты образуются только в присутствии кислорода;

в окружении индифферентного газа ферменты не образуются. Из работ А. Н. Баха и А. И. Опарина (1950) следует, что лишь в начале прорастания в семенах образуются вещества, способные при окислении переходить в ферменты; на более поздних этапах прорастания эти вещества из семян исчезают.

В опытах И. М. Толмачева (1940) с клубочками сахарной свеклы и с семенами многих других растений (злаками, бобовыми и др.) обнаружено, что кислород играет важную роль в образовании не только отдельных дыхательных ферментов, но и сложных систем ферментов, обеспечивающих разные функции. В этих опытах семена во время набухания снабжали кислородом по-разному: в одном варианте снабжение было обильное, во втором — умеренное, а в третьем — пониженное. Процесс набухания продолжался 18—20 *ч*, после чего семена помещали в респирационные аппараты и учитывали интенсивность дыхания при комнатной температуре (табл. 114).

Таблица 114

Интенсивность дыхания свекловичных клубочков после набухания в условиях различного снабжения кислородом

Снабжение кислородом	Поглощено O_2 в *мл* на 100 *г* клубочков в 1 *ч*	Выделено CO_2 в *мл* на 100 *г* клубочков в 1 *ч*	CO_2/O_2
Нормальное	13,79	10,90	0,79
Умеренное	7,96	7,27	0,91
Пониженное	4,60	5,30	1,15

Данные табл. 114 показывают, что интенсивность дыхания прорастающих свекловичных клубочков увеличивается, если в период набухания они хорошо снабжались кислородом, т. е. ферментативная дыхательная система прорастающих семян формируется различно в зависимости от степени аэрации.

Влияние кислорода на построение дыхательной системы должно иметь место и в период образовательной деятельности меристематических тканей. Формирование в точках роста новых листьев, стеблей и цветков может происходить в различных условиях аэрации и в связи с этим дыхательная система во вновь возникающих органах имеет различную рабочую активность; более мощной должна быть дыхательная система проростков, хорошо снабжавшихся кислородом. При равном снабжении растений кислородом формирование дыхательной функции может происходить в различном темпе в зависимости от внутренних особенностей сортового или биотипического характера. Примеры можно видеть в работах, проделанных бельгийскими исследователями Рубе и Лазар (Rouboux,

Lazar, 1952), которые изучали ход поглощения кислорода свекловичными семенами в первые часы прорастания. В их опытах обнаружены такие сорта, у которых поглощение кислорода прорастающими семенами быстро нарастает сразу после намачивания. Это говорит о быстром формировании дыхательной ферментативной системы у этих сортов. У других сортов эти процессы протекают постепенно. Данные об интенсивности дыхания семян двух сортов (10б и 6) в *мм*³ O_2 на 1 *мг* сухого вещества в 1 *ч*, в первые 8 *ч* после намачивания, выглядят следующим образом:

	10б	6
1 *ч* . . .	0,116	0,016
2 *ч* . . .	0,256	0,026
3 *ч* . . .	0,413	0,040
6 *ч* . . .	0,993	0,106
8 *ч* . . .	1,460	0,166

Снабжению растений кислородом всегда придавалось и придается огромное значение в земледелии. Разработаны различные мероприятия, направленные на улучшение условий аэрации при возделывании сельскохозяйственных культур.

Влияние различных географических условий. Широко известно, что растения с изменением места произрастания могут коренным образом изменяться как с анатомо-морфологической стороны, так и по физиологическим свойствам. В этом отношении дыхание не является исключением; географический фактор оказывает на него значительное влияние.

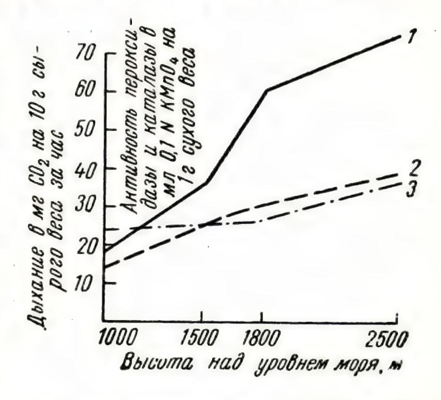


Рис. 64. Активность окислительных процессов у свеклы в связи с высотой обитания:
1 — пероксидаза; *2* — каталаза; *3* — дыхание

В работе А. Л. Курсанова и Н. Н. Крюковой (1945) получены данные о влиянии географического фактора на активность пероксидазы различных растений. Оказалось, что растения, даже далеко отстоящие друг от друга в систематическом отношении, подчиняются одной закономерности: активность пероксидазы в их тканях снижается с перемещением с севера на юг.

Подобная закономерность обнаружена в деятельности других ферментов при перемещении растений в высотном направлении, в горы. Аналогичные данные получены в опытах с сахарной свеклой Б. А. Рубиным, О. И. Пушкинской и В. Е. Соколовой (1945). В этих опытах сахарную свеклу выращивали в районе Алма-Аты на различных высотах над уровнем моря: 1000, 1500, 1800 и 2500 *м* (рис. 64). Оказалось, что под влиянием высокогорных условий у растений

сахарной свеклы возрастает интенсивность дыхания, а также активность пероксидазы и каталазы. При этом по мере подъема в горы возрастает степень устойчивости свекловичных корней к различным заболеваниям.

Влияние климата на растение, без осложняющего воздействия почвенных условий, было впервые исследовано на сахарной свекле И. Ф. Бузановым (1960). В этих опытах сахарную свеклу выращивали в различных географических пунктах методом вегетационных культур, на песке, с одинаковой минеральной питательной смесью и поливали дистиллированной водой. Определение дыхания проведено в Киеве (23/IX 1953 г.) при температуре 20°C (табл. 115).

Таблица 115

Интенсивность дыхания сахарной свеклы сорта И 1305 Е в разных климатических условиях

Органы растения	Пушкин (59° 44′ с. ш.)			Одесса (46°28′ с. ш.)		
	поглощено O_2, *см*³	выделено CO_2, *см*³	$\frac{CO_2}{O_2}$	поглощено O_2, *см*³	выделено CO_2, *см*³	$\frac{CO_2}{O_2}$
	на 1 *кг* свежего веса в 1 *ч*					
Молодые листья	280,8	264,7	0,94	194,0	190,0	0,97
Закончившие рост листья	185,1	155,9	0,84	104,4	94,1	0,90
Черешки	46,9	39,1	0,83	54,8	46,9	0,85
Корень	23,4	23,8	1,01	14,5	—	—
Корневая система	78,2	82,0	1,05	44,2	59,4	1,24

Исследования показали глубокие изменения в строении, физиологии и биохимии свекловичного растения, возникающие в связи с переменой места возделывания. Дыхательная система при этом подвергается существенным изменениям — интенсивность дыхания всех частей свекловичного растения увеличивается с продвижением с юга на север. С переменой географической среды обитания кроме интенсивности дыхания изменяется и его качество, что отражается на величине дыхательных коэффициентов, которые возрастают с продвижением на юг.

Вне зависимости от географического фактора интенсивность дыхания органов, расположенных на разных уровнях по вертикали, уменьшается в направлении сверху вниз, заметно повышаясь только у нежных окончаний корневой системы (табл. 115).

С продвижением в горы повышение интенсивности дыхания сахарной свеклы происходило следующим образом: на высоте 840 *м* над уровнем моря (Алма-Ата) 1 *кг* корней поглощает в час 9,37 *см*³ O_2 и выделяет 9,00 *см*³ CO_2, на высоте 1528 *м* (Медео) — соответственно 10,81 *см*³ O_2 и 10,84 *см*³ CO_2, а на высоте 1980 *м* (Усть-Горельник) — 13,5 *см*³ O_2 и 13,45 *см*³ CO_2.

Таким образом, интенсивность дыхания сахарной свеклы увеличивается как при продвижении растений с юга на север, так и при продвижении в горы. Очевидно, и причины, вызывающие такое изменение, должны быть одинаковыми. Наиболее вероятная причина заключается в различном снабжении растений кислородом, которое находится в тесной связи с климатическими условиями, из числа которых основная роль принадлежит температуре.

С понижением температуры растворимость кислорода в воде, а стало быть и в соках растений, заметно повышается. При повышении температуры на 5°С объемная растворимость (число объемов кислорода в 100 объемах воды) уменьшается следующим образом:

0°	4,89
5°	4,25
10°	3,80
15°	3,41
20°	3,10
25°	2,83
30°	2,61
40°	2,31
50°	2,09

Поэтому в условиях прохладного вегетационного периода в растение вместе с водой должно поступать большее количество кислорода, чем в условиях более теплого вегетационного периода. Следовательно, температуру надо рассматривать как сложный термоаэрационный фактор, дающий растительности северных районов преимущество в снабжении ее кислородом, а в связи с этим и значительное преимущество в формировании мощной дыхательной системы.

Повышение кислородного режима внутри тканей растения следует рассматривать как предпосылку к повышению обмена веществ в организме и образованию физиологически активных продуктов, концентрирующих энергию в удобоусвояемой форме, в виде макроэргических связей. Накопление этих веществ и обилие дыхательного материала составляют основу высокой интенсивности дыхания и фотосинтеза, свойственных высокогорным растениям (Семихатова, 1962).

Умеренная интенсивность дыхания южной растительности, очевидно, открывает возможность большего расходования активного водорода на другие биохимические процессы, поскольку у различно дышащих растений количество активного водорода должно быть одинаковым. В этом случае распределение активного водорода между потребляющими его процессами должно носить сопряженный характер. С усилением дыхания расходование активного водорода должно усиливаться по каналам дыхания в ущерб другим процессам.

Высказанное соображение подтверждают исследования С. Л. Иванова (1927), обнаружившего, что у масличных растений, выросших на севере, жиры в меньшей степени насыщены водородом, чем у

растений, выросших на юге. Таким образом, распределение активного водорода между потреблением его в дыхании и жирообразованием носит сопряженный характер. Большее расходование активного водорода в дыхании северных растений снижает его использование в жирообразовании. Связь качества жира с интенсивностью дыхания в разных географических зонах наблюдается также на семенах древесных пород (Толмачев, Ясникова, 1959).

По-видимому, влияние дыхания на распределение активного водорода отражается не только на качестве жира, но и на качестве липоидов и, вероятно, белковых веществ, а в целом на качестве белково-липоидного актива, обусловливающего продуктивность растения. В этом направлении необходимы дальнейшие исследования.

ДЫХАНИЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ И ТЕМПЕРАТУРА

До сих пор мы отмечали лишь косвенное влияние температуры на дыхание сахарной свеклы — влияние температуры на растворимость кислорода в соках растения. Наблюдение непосредственного влияния температуры на дыхание показало, что и на холоде дыхание сахарной свеклы не прекращается при условии, что протоплазма жива и структура ее не нарушена. Даже при снижении температуры до —12°С дыхание корня некоторое время продолжается. Согласно данным А. Опарина, Н. Дьячкова, М. Каминской и В. Радкевич (1934), при 8°С на 1 *кг* корня в первые сутки охлаждения выделяется 12 *мг* CO_2; при —2°С — 5,8; при —7°С — 3,1; при —10°С— 1,8; при —12°С — 1,6.

Приведенные данные были получены в первые сутки охлаждения корней сахарной свеклы. В этом случае и при низких температурах дыхание свеклы хорошо заметно. В условиях длительного охлаждения течение дыхательного процесса изменяется в зависи-

Таблица 116

Дыхание корней сахарной свеклы при низких температурах

Дни хранения	Выделено CO_2, *мг* на 1 *кг* корней при температуре, °С				
	+8	—2	—7	—10	—12
1	12,5	5,8	3,1	1,8	1,6
2	Остается	Остается	—	1,3	0,6
4	постоянным	постоянным	2,5	1,1	0,3
6	в продолжение	в продолжение	—	—	0,1
12	всего	всего	1,7	0,3	—
16	опыта	опыта	—	0,1	—
25			1,5	—	—
31			1,1	—	—
46			0,5	—	—

мости от состояния самого корня: если корень остается живым, то и выделение углекислого газа продолжается без перемен; если протоплазма корня отмирает, то дыхание постепенно прекращается (табл. 116).

Из данных табл. 116 следует, что при температуре —7°С отмирание корней и затухание выделения CO_2 происходят очень медленно, примерно в течение 50 суток, при температуре —10°С — в течение 15 суток, и еще скорее — в течение 5 суток — оно происходит при температуре —12°С. Эти данные имеют значение при хранении свеклы в замороженном виде, которое применяется с целью прекращения расхода сахара. Повышенные температуры при хранении сахарной свеклы, обусловливая повышенное дыхание, влекут за собой повышенную трату сахарозы, особенно значительную при температурах выше 8—9°С. По данным П. М. Силина (1926), средняя потеря сахарозы в процентах к весу свеклы за 100 суток с повышением температуры возрастает следующим образом:

0,0° . . . 0,61
5,6° . . . 0,83
9,4° . . . 1,21
12,0° . . . 1,92

В интервале между минусовой температурой, с которой начинается дыхание, и температурой около 30°С свекла реагирует на повышение температуры повышением интенсивности дыхания согласно правилу Вант-Гоффа: с повышением температуры на каждые 10°С дыхание усиливается примерно в 2,5 раза. Это хорошо видно из данных А. Опарина с сотрудниками (1934) и данных Пэка и Штромера (Ströemer, 1902), приведенных в табл. 117.

Таблица 117

Дыхание корней сахарной свеклы при различных температурах

По Штромеру		По Пэку	
температура, °С	выделено CO_2, *мг* на 100 *г* сухого вещества в 1 *ч*	температура, °С	выделено CO_2, *мг* на 100 *г* сухого вещества в 1 *ч*
5,3	4,1	4,4	5,66
9,3	7,5	9,4	11,53
16,4	10,7	14,4	14,40
17,2	11,7	24,4	30,00

Более полное представление о дыхании и влиянии на него внешних факторов создается в том случае, если одновременно с определением выделения углекислоты ведется определение поглощения кислорода. Кислородный узел — важный участок общего обмена веществ растения, ослабление которого может повести к ухудшению производственных свойств растения.

ДЫХАНИЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ

Вода, содержащаяся в свекловичном растении в период вегетации и в корнях в период хранения, оказывает большое влияние на дыхание. Достаточно или с перебоями вегетирующее растение снабжается водой или, наконец, жизнь растения происходит постоянно на фоне скудного водоснабжения — во всех случаях дыхательная функция изменяется по-разному. Затронутые вопросы фундаментально разработаны в исследованиях А. Курсанова, В. Благовещенского и М. Казаковой (1933). Из их данных следует, что растения сахарной свеклы, вегетирующие в условиях пониженного водоснабжения, обладают большей интенсивностью дыхания, чем растения, произрастающие при оптимальном или обильном водоснабжении (табл. 118).

Таблица 118

Дыхание 32—34-дневных растений сахарной свеклы, произрастающих на почве различной влажности

Температура воздуха, °C	Влажность почвы, %	Относительная влажность растений	Выделено CO_2, *мг* в 1 *ч*	
			на 1 *г* свежего веса	на 1 *г* сухого веса
22	100	100	0,34	4,40
	60	97	0,35	4,30
	39	70	0,57	5,05
22	100	100	0,45	4,41
	60	95	0,50	4,60
	39	84	0,67	5,55

Если по выделенному количеству CO_2 рассчитать количество глюкозы, потраченное при дыхании, то окажется, что в условиях наибольшего увлажнения на каждые 100 *см*² листьев в 1 *ч* расходуется 0,68 *мг* глюкозы, при среднем увлажнении 0,72 *мг* и при пониженном увлажнении 1,30 *мг*. В условиях недостаточного водоснабжения сахарная свекла расходует ассимиляты в дыхании быстрее, а образует их медленнее, чем в условиях нормального водоснабжения. Так ведут себя растения, внезапно попавшие в засушливые условия. В дальнейшем они приспосабливаются и приобретают ряд засухоустойчивых признаков. При этом происходят изменения в пигментной системе листьев, увеличивается число устьиц на обеих сторонах листьев, возрастает осмотическое давление в клетках эпидермиса, и, наконец, перестраивается работа фотосинтетического аппарата. При недостаточном водоснабжении она усиливается: единица листовой поверхности накапливает больше ассимилятов, чем в условиях бесперебойного снабжения растений водой. Тем не менее при расчете образования органического вещества на целое растение преимущество остается за растениями, получав-

шими достаточное количество воды, поскольку у них развита сильнее рабочая площадь листьев.

Приведенные данные представляют интерес для орошаемого земледелия. Они предостерегают практиков от длительных перерывов между поливами, так как такие перерывы вызывают переход растений на обмен веществ с порочным дыхательно-окислительным комплексом.

Таковы изменения дыхания свеклы в засушливых условиях. Иная картина возникает при значительном обезвоживании тканей. В табл. 119 приведены результаты обезвоживания дисков корней сахарной свеклы в концентрированных растворах сахарозы.

Таблица 119

Дыхание дисков сахарной свеклы, обезвоженных в концентрированных растворах сахарозы

Обработка дисков	Содержание воды в дисках, %	Поглощено O_2 в *мл* на 100 *г* сырого вещества в 1 *ч*	Выделено CO_2 в *мл* на 100 *г* сырого вещества в 1 *ч*	$\frac{CO_2}{O_2}$
Водой в течение 4 *ч*	80,17	5,25	5,67	1,08
Двухмолярным раствором сахарозы				
в течение 2 *ч*	61,14	4,40	5,46	1,24
в течение 4 *ч*	56,2	2,77	4,31	1,55
в течение 8 *ч*	55,2	1,86	3,91	2,10

Оказалось, что резкое обезвоживание свекловичных дисков приводит к депрессии дыхания как по признаку выделения CO_2, так и по поглощению O_2. Однако депрессия поглощения кислорода в процессе дыхания намного обгоняет депрессию по выделению CO_2. В результате повышаются дыхательные коэффициенты. Подобные и даже еще бо́льшие величины дыхательных коэффициентов получены в аналогичных опытах с корнеплодами столовой свеклы, с клубнями картофеля и другими растениями. Следует отметить, что высокие дыхательные коэффициенты были получены также в опытах с некоторыми семенами в условиях ограниченного набухания (Годлевский, цит. по Джеймсу, 1956; Смит, цит. по Джеймсу, 1956; Кретович, цит. по Максимову, 1958).

Полуденное выделение CO_2 листьями сахарной свеклы было обнаружено И. М. Толмачевым (Вотчал, Толмачев, 1926; Толмачев, 1940) в 1925 г. Дальнейшие опыты и разработка теории этого явления проведены акад. Е. Ф. Вотчалом и его учениками. В табл. 120 помещены первоначальные данные, с которых началась разработка этого вопроса в Советском Союзе применительно к физиологии сахарной свеклы.

Данные табл. 120 свидетельствуют о дневном выделении углекислого газа листьями свеклы в часы, близкие к полудню, когда

Таблица 120

Разложение и выделение CO_2 листовой поверхностью сахарной свеклы в утренние и полуденные часы

Продолжительность опыта	Количество CO_2 в *мг*, на 100 *см*² листовой поверхности за 1 *ч*	
	старое растение, от весеннего посева	молодое растение, от летнего посева
От 8 *ч* 18 *мин* до 8 *ч* 50 *мин*	Разложено 8,7	Разложено 15,0
От 10 *ч* до 10 *ч* 25 *мин*	Разложено 10,3	Разложено 25,5
От 13 *ч* 29 *мин* до 14 *ч* 2 *мин* . . .	Выделено 7,7	Разложено 10,0

высокая температура и водный режим складываются в неблагоприятный комплекс. Депрессия ассимиляции в большей степени свойственна старым растениям, чем молодым.

Причину дневных выделений CO_2 листьями следует искать в свойствах ферментативных систем и в изменениях, проходящих под влиянием факторов окружающей среды.

С возникновением внутри растения водной недостаточности между ферментами неизбежно должны возникнуть конкурентные отношения из-за распределения воды. Больше воды пойдет на связь с ферментами наиболее гидрофильными, меньше — с ферментами менее гидрофильными. Таким образом, дыхательные ферменты будут иметь различную оводненность, а в связи с этим и различную активность, именно: более оводненные окажутся более активными, а менее оводненные менее активными. К последней группе ферментов следует относить те дегидразные ферменты, которые обусловливают вовлечение атмосферного O_2 в процесс дыхания. При появлении водной недостаточности в растении деятельность этих ферментов подавляется в первую очередь.

С точки зрения высказанных соображений стимулирование дыхания по выделению CO_2, отмечаемое многими исследователями у растений в условиях некоторого обезвоживания, обусловливается, на наш взгляд, следующими обстоятельствами.

Если растения обезвожены настолько, что выделение CO_2 находится на грани депрессии, то кислородная депрессия проявляется уже заметно. Благодаря этому часть активного водорода, ранее окислявшаяся в воду, остается в ионной форме и ускоряет процессы декарбоксилирования. Поэтому у растений в условиях небольшого дефицита воды выделение CO_2 не уменьшается, а, наоборот, возрастает. Лишь в дальнейшем, с более глубоким обезвоживанием ферментов, когда оно распространится и на декарбоксилазы, возникает депрессия выделения CO_2, но менее напряженная, чем кислородная депрессия. Растение частично переключается на анаэробное дыхание. Вполне возможно также, что стимулирующее действие активного водорода распространяется и на другие ферменты,

например на протеиназы, что определяется напряженностью анаэробиоза.

Таким образом, кислородный узел дыхания представляет неустойчивый участок в обмене веществ растений.

Следует отметить, что вторжение в жизнь растения анаэробиоза, разной степени и продолжительности, широко распространено в полевых условиях. Так, во всех случаях, когда растение в летние полуденные часы подвергается действию зноя, иссушающего ветра или недостатка влаги, возникает полуденный анаэробиоз. Он носит временный характер в суточной динамике жизни растений и исчезает вместе с падением температуры и улучшением водоснабжения во вторую половину дня. Тем не менее он может быть причиной образования в растении токсических продуктов, вступающих в обмен веществ и ухудшающих внутриклеточные условия нормального течения жизненно важных функций: роста, фотосинтеза.

Изменению дыхания в сторону анаэробиоза содействуют и другие факторы, например, температура свыше 30°С, возникающая часто в листьях в полуденные часы. Перегревы листьев Е. Ф. Вотчал считал ведущей причиной дневных выделений CO_2 листьями, поскольку с увеличением температуры в листьях возникает и усиливается кислородная недостаточность. Следует также отметить, что параллельно с выделением углекислоты идет процесс обогащения листьев продуктами фотосинтеза, растворимые формы которых на фоне водной недостаточности могут играть существенную роль дополнительного фактора обезвоживания ферментов.

В общем все факторы, обусловливающие обезвоживание в растении, повинны в нарушении работы ферментов.

Вопрос о дневном выделении CO_2 растениями на нескольких объектах исследовал С. П. Костычев. Он вел опыты на растениях, произрастающих в полярной зоне, в пустынях Средней Азии и на Черноморском побережье (Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Костычев и Берг, 1930; Костычев, Базырина, Чесноков, 1930). У растений, вегетировавших в условиях полярной зоны, при незаходящем солнце, ни в одном случае не было замечено выделения CO_2 листьями на свету, тогда как у растений Черноморского побережья это явление встречалось очень часто. У богарных растений Средней Азии суточный ход фотосинтеза сильно колеблется: периоды исключительно высокой ассимиляции сменяются обильными дневными выделениями CO_2 листьями.

Большинство случаев дневного выделения CO_2 листьями С. П. Костычев считал результатом перегрева листьев. При этом он предполагал, что на свету выделяется адсорбированная или рыхло связанная в листе углекислота. Сущность этого явления он считал невыясненной.

Неустойчивость кислородного дыхательного узла встречается у растений не только летом, при условии недостаточного водоснабжения, но и зимой у озимых растений, когда в морозную погоду вода в растении замерзает. Неизбежным спутником обезвоживания ра-

стения является анаэробиоз, степень которого определяется степенью водного дефицита. Такое положение хорошо отражают величины калорийности сухого вещества любого растения в условиях различного водного режима.

В вегетационном опыте с сахарной свеклой, водный режим которой регулировали соответствующим поливом и концентрацией минеральной питательной смеси, получены следующие калориметрические данные. На почве с влажностью 60% от наибольшей влагоемкости при концентрации минеральной смеси 1,25, 15 и 30% теплота горения сухого вещества корней составила соответственно 4006, 4150 и 4050 *кал,* на почве с влажностью 20% при тех же концентрациях минеральных смесей — 4091, 4206, 4399 *кал.*

Эти данные указывают на концентрирование энергии в сухом веществе свеклы при обезвоживании, которое является предпосылкой к изменению обмена веществ организма в сторону анаэробиоза. При недостатке кислорода происходит восстановление промежуточных продуктов обмена веществ, в связи с чем значительно повышается калорийность сухого вещества свеклы.

Неустойчивость дыхательной функции при высокой температуре и недостатке воды — явление, широко распространенное среди растений. Устранение его, по-видимому, возможно путем применения удобрений, обработки почвы и селекции.

Прежде всего необходимо изучить влияние минерального питания на фракционный состав воды в растении. Очевидно, следует искать такой минеральный режим, который задерживал бы в растении воду, связанную с ферментами.

В этом направлении большую работу проводят физиологи Казанского биологического института во главе с А. М. Алексеевым и Н. А. Гусевым (1957). В работах с яровыми пшеницами установлена зависимость между физиологическими свойствами растений и условиями их минерального питания. Авторы показали, что применение фосфорных, фосфорно-азотных и азотных удобрений в определенном порядке и на определенных этапах развития пшеницы позволяет регулировать фракционный состав воды в растении. Это рационализирует использование удобрений и повышает урожайность пшеницы.

Для формирования различных дегидрогеназных ферментов, являющихся сложными белками, растение нуждается в снабжении не только фосфором, азотом, но и рядом микроэлементов, например медью, железом, марганцем, молибденом и другими элементами. Очевидно, определенный комплекс этих веществ составляет минеральную основу, с которой должны быть органически связаны ведущие функции растения и в том числе дыхание.

Агротехнический путь укрепления дыхания кроме известных приемов, дающих возможность регулировать снабжение растений водой, кислородом и корневым питанием, имеет много неисчерпанных возможностей разработки новых приемов регулирования дыхания растений. Примером могут служить физиологически актив-

ные вещества, которые вырабатывают почвенные грибы и бактерии. До настоящего времени они изучены мало.

Отбор растений свеклы, более устойчивых к действию высоких температур и недостатку воды, — более сложный путь. При проведении этих работ необходимо помнить, что дневное выделение CO_2 листьями в значительной степени зависит от сорта, а внутри сорта — от биотипа. Поле, занятое одним и тем же сортом, в полуденные часы представляет огромное разнообразие по тургесцентности листьев и их фотосинтетической активности. Отбор устойчивых родительских форм приведет к оздоровлению внутриклеточных условий в растении, имеющих большое значение для активации ведущих функций образования урожая и хозяйственно ценных веществ. Однако ограничиваться этим нельзя. Необходимо исследовать распределение воды по фракциям и взаимосвязи дыхания с другими идущими в растении биохимическими процессами, потребляющими активный водород и зольные элементы.

ДЫХАНИЕ И САХАРИСТОСТЬ КОРНЕПЛОДА САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В СВЯЗИ С ВОДНЫМ РЕЖИМОМ В ПОСЛЕУБОРОЧНЫЙ ПЕРИОД

Существенное влияние на дыхание свеклы и связанный с этим расход сахара оказывает количество воды, содержащееся в корнеплоде к моменту уборки.

Интенсивность дыхания вообще и, в частности, установившийся к моменту уборки темп дыхания корнеплода следует рассматривать как результат влияния целого комплекса факторов и внутренних, и внешних. Однако особенно большое значение для свойств живой протоплазмы (набухание, активность ферментов, проницаемость) имеет вода. Поэтому всякого рода отклонения от нормы в содержании воды в живых тканях приводят обычно к изменениям темпа их дыхания.

В сводке, посвященной дыханию растений, Стайльс (Stils, 1960) указывает, что подсушивание растений, если оно превышает определенную степень, приводит к снижению интенсивности дыхания. Умеренное подсушивание или, наоборот, обогащение растительных органов водою вызывают в них, как правило, некоторый подъем интенсивности дыхания. В некоторых случаях, как например у ксерофитных растений, уже в начале водного дефицита интенсивность дыхания падает. У мезофитных растений в начальный период обеднения водою интенсивность дыхательного процесса повышается. А. И. Опариным, Н. Н. Дьячковым и И. В. Глазуновым (1930) с сотрудниками было проведено специальное исследование.

Корни сахарной свеклы помещали в банки, содержащие концентрированный раствор поваренной соли. В этих условиях происходило постепенное их подсушивание. Относительная влажность все время поддерживалась на уровне 74%. Углекислота, выделяемая корнями, улавливалась баритом по методу Поттенкофера. Условия

в банках были стерильные. Опыт проводился при температуре 8°С и полной аэрации.

Характерной особенностью этого опыта является постепенность, с которой происходило подсушивание свекловичных корней. Потеря воды на 37-й день подсушивания составила 0,9% от первоначального веса, на 61-й — 2,7 %, на 86-й — 6,1%, на 111-й — 12,7%.

Оказалось, что интенсивность дыхания свекловичных корней в условиях постепенного подсушивания в течение 94 суток, при суммарной потере воды в размере около 6% первоначального веса, остается без перемен и соответствует дыханию при полном насыщении атмосферы водяным паром.

В первые 44 дня опыта в условиях постепенного подсушивания корней сахароза расходовалась несколько больше, чем при дыхании. Во вторую половину хранения эти процессы, по данным Опарина, протекали почти так же.

Подсушивание корней сахарной свеклы, особенно если оно превышает потери воды в 6%, сопровождается, по-видимому, повышением гидролитической активности ферментов корнеплода, наступающей при обезвоживании протоплазмы. Б. А. Рубин (1935) указывает, что потеря свекловичным корнеплодом 15% воды примерно в 6 раз повышает активность инвертазы. У свежих и увядших корнеплодов сахарной и столовой свеклы активность инвертазы в *мг* 0,1 н. $KMnO_4$ на 1 *г* сухого вещества изменилась следующим образом:

	Сахарная свекла	Столовая свекла
Свежие корнеплоды . . .	0,8	4,3
Увядшие на 6,5% . . .	2,2	9,6
Увядшие на 15% . . .	4,6	10,6

В полевых условиях при хранении свеклы в кучах также происходит подсушивание корнеплодов, а в связи с этим и потеря сахарозы (табл. 121).

Таблица 121

Потеря сахара корнями при различных способах хранения в поле. Опыт 1927 г. (по Якушкину и Рубину, 1930)

Способ хранения	Продолжительность хранения свеклы в полевых кучах в сутках	Потери сахара в свекле, %	
		на сырой вес	от исходного количества сахара
Укрыто ботвой	24	1,58	8,45
Укрыто землей	24	0,19	1,02
Укрыто ботвой	4	0,48	2,05
То же	9	0,54	2,80
»	18	1,47	6,80

Опыты А. И. Опарина, Н. Н. Дьячкова, И. В. Глазунова (1931) в условиях атмосферы, насыщенной водяными парами, производились в стерильных условиях, при полной аэрации и температуре 8°С. Оказалось, что интенсивность дыхания свекловичных корней в течении 103 суток хранения при постоянных условиях существенно не изменяется. Количество CO_2, выделяемого корнем, находится в соответствии с общими потерями в нем углерода. Это значит, что свекловичный корень в аэробных условиях хранения теряет углерод своего тела только на выделение углекислого газа; никаких других газов, содержащих углерод, корень не выделяет. Между дыханием и расходованием сахарозы существует определенная зависимость. В начале хранения свеклы сахароза разрушается в меньшей степени, чем этого требует дыхание корня, в дальнейшем это соотношение резко меняется, и к концу хранения сахароза начинает разрушаться гораздо более интенсивно, так что ее потери значительно превышают потребности дыхания; очевидно, она превращается в другие углеводы корня, быть может в мальтозу и раффинозу. По данным М. З. Хелемского (1964), сахароза свеклы во время хранения частично превращается в инвертные сахара: раффинозу и кестозу. Эти правовращающие трисахариды преувеличивают содержание сахарозы в корне при поляриметрическом определении, особенно в конце длительного хранения — в марте и апреле.

ДЫХАНИЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ И УДОБРЕНИЕ

Недостаток минеральных веществ, их избыток, а также неправильное соотношение между ними в питательной смеси, как и любой неблагоприятный фактор, оказывают на дыхательную систему растений помимо прямого еще и косвенное влияние через другие функции. Неблагоприятные условия, например засуха, в первую очередь угнетают рост растения, в то время как фотосинтез продолжает оставаться интенсивным, хотя и проявляет некоторую степень угнетения. При таком сочетании факторов изменяется направление использования продуктов фотосинтеза. Если при благоприятных условиях они расходовались на рост в качестве строительного материала, то в условиях затухающего роста большая их часть расходуется на дыхание (возникает прибавочное дыхание), при этом бесполезно расходуется органическое вещество и энергия. Такое необычное сочетание повышенного дыхания с угнетенным ростом противоречит известному закону параллелизма между большим периодом роста и интенсивностью дыхания. При нормальных условиях интенсивный рост всегда сопровождается интенсивным дыханием. В связи с этим вопрос о влиянии удобрений нуждается в новых исследованиях.

В опытах И. М. Толмачева с сахарной свеклой растения выращивали с применением полной уравновешенной минеральной питательной смеси, в контрольном варианте свеклу выращивали на неудобренной почве. В обоих вариантах влажность была оптималь-

Таблица 122

Интенсивность дыхания листьев сахарной свеклы в зависимости от минерального питания

Условия вегетации растений	Навеска свежих листьев, *г*	Поглощено O_2 в *мл* на 100 *г* свежих листьев в 1 *ч*	Выделено CO_2 в *мл* на 100 *г* свежих листьев в 1 *ч*	$\frac{CO_2}{O_2}$
Полное минеральное удобрение. Водный режим нормальный. Рост нормальный	37	14,67	13,76	0,9
Почва неудобренная. Водный режим нормальный. Рост угнетенный	37	18,24	16,6	0,91

ной. Через некоторый промежуток времени у контрольных растений обнаружилось резкое отставание в росте.

Определения интенсивности дыхания листьев, сделанные в этот момент, показали, что при задержке роста из-за недостатка минеральных питательных веществ в почве дыхание листьев заметно возросло (табл. 122).

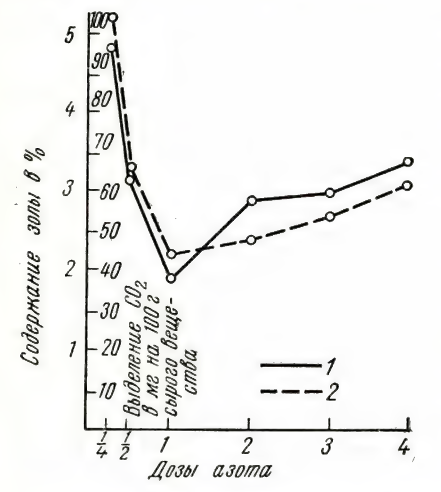


Рис. 65. Дыхание и зольность зрелых корней сахарной свеклы в связи с удобрением различными дозами азота:

1 — зольность; *2* — дыхание

Повышенным показателям дыхания листьев плохо растущих растений соответствует и повышенное содержание в них растворимых сахаров: в них содержится 2% сахара, в расчете на сырой вес, против 1,25% в листьях успешно растущих растений.

Уравновешенному минеральному удобрению, примененному в достаточном количестве под растение, соответствует наиболее экономный темп дыхания. Отклонение состава удобрения от оптимума нормы должно привести к увеличению интенсивности дыхания, затуханию роста, накоплению в растении некоторого избытка углеводов, обусловливающих возникновение прибавочного дыхания. Примером могут служить данные определений дыхания корней сахарной свеклы, в минеральном режиме которой изменяли дозу азота.

Кривая дыхания на рис. 65 имеет седловидную форму: высокий уровень дыхания соответствует или резко выраженному недостатку азота, или избыточному его содержанию в питательной смеси.

Рост растений в условиях очень малых и очень больших доз азота заметно замедляется (рис. 66).

Таким образом, можно считать, что повышение дыхания растения, сопровождаемое угнетением роста, свидетельствует о неправильной дозе удобрения или о неуравновешенности минерального режима растения.



Рис. 66. Сахарная свекла, вегетировавшая при разном содержании азота в почве:
1 — 0,25 дозы; *2* — 1 доза; *3* — 2 дозы; *4* — 4 дозы

В дальнейшем следует изучить вопрос о роли минеральных элементов в формировании ферментативных дыхательных систем, их оводненности и активности.

ДЫХАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ СВЕКЛЫ ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ, ПОЧЕК НА ВЫСАДКАХ И ПРОВОДЯЩИХ ПУТЕЙ

Дыхание различных органов свекловичного растения характеризуется различными показателями. Наиболее молодые, растущие части, богатые протоплазмой, отличаются более интенсивным дыханием. У сахарной свеклы особенно интенсивно дышит ботва, несколько менее интенсивно головка корнеплода, а за нею, в убывающем порядке, шейка корнеплода и собственно корень.

Стоклаза (Stoklasa, 1904) приводит следующие данные о количестве миллиграммов CO_2, выделяемого 1 *кг* свежей массы за 1 *ч*:

Листья	120—150
Головка	45,1
Шейка	38,3
Средняя часть корня	21,9
Нижняя часть корня	28,6
Хвостовая часть корня	25,4

Исследованиями лаборатории физиологии Белоцерковского сельскохозяйственного института установлена зависимость интенсивности дыхания почек свекловичных высадков от распределения их на головке. Оказалось, что наибольшей интенсивностью дыхания обладает центральная почка, которая весной начинает расти раньше и быстрее, чем периферические.

Дыхание почек, кроме того, зависит от особенностей сорта свеклы (табл. 123).

Таблица 123

Дыхание почек свекловичных высадков

Дата	Сорт	Температура, °C	Количество CO_2 в *мг*, выделенного 1 *г* сырого вещества	
			периферических почек	центральных почек
22/IV	Уладовка	10,0	2,17	2,45
22/IV	Янаш	10,0	3,19	3,86
17/V	Уладовка	14,5	3,55	7,37
17/V	Янаш	14,5	4,15	9,60

Высокой интенсивностью дыхания у сахарной свеклы отличаются проводящие пути. По-видимому, это свойственно всем растениям. Высокие показатели дыхания сосудисто-волокнистых пучков были установлены в работах А. Л. Курсанова и М. В. Туркиной (1952), проделанных с подорожником и сахарной свеклой. Авторы исследовали сосудисто-волокнистые пучки, извлеченные из листовых черешков. Одновременно определяли дыхание черешков без проводящих путей и листовых пластинок без жилок. Дыхание учитывали в аппарате Варбурга по поглощению кислорода (табл. 124).

Данные табл. 124 показывают, что интенсивность дыхания сосудисто-волокнистых пучков почти в шесть раз превышает интенсивность дыхания паренхимных тканей черешка. Это свидетельствует о высоком уровне физиологических процессов, протекающих в живых клетках, входящих в состав проводящих путей. В связи с этим находятся частичные превращения сахарозы, передвигающейся в сосудисто-волокнистых пучках: образование органических кислот, аминокислот, накопление макроэргических связей (Туркина, Дубинина, 1954). Использование энергии дыхания в механизме передвижения веществ в растении остается пока невыясненным.

Большое влияние на дыхание оказывают продукты фотосинтеза. Еще в 1876 г. И. П. Бородин в опытах с ветвями древесных растений показал, что части растений, обогащенные продуктами фотосинтеза, дышат значительно интенсивнее.

Подобно этому и у листьев сахарной свеклы повышается интенсивность дыхания, если в них окажется повышенное количество ассимилятов. На растениях сахарной свеклы были проведены опы-

Таблица 124

Дыхание различных тканей сахарной свеклы (по Курсанову и Туркиной, 1952)

№ опыта	Количество O_2 в *мкл* на 0,5 *г* живого веса при температуре 30° С		
	сосудисто-волокнистые пучки	листовые черешки без проводящих путей	листовые пластинки без жилок
Опыт 1			
0—30 *мин*	133	29	108
30—60 *мин*	129	34	92
Опыт 2			
0—30 *мин*	153	29	112
30—60 *мин*	153	24	101
Опыт 3			
0—30 *мин*	147	19	112
30—60 *мин*	141	15	99
Среднее			
абс.	143	25	104
%	100	17	72

ты, в которых обогащение отдельных органов продуктами ассимиляции достигалось путем остановки оттока тепловым кольцеванием. При этом узкий (1 *см*) участок в середине черешка подвергался легкому ожогу, приводившему к тромбированию содержимого ситовидных трубок. Через 10 дней после нарушения оттока интенсивность дыхания листьев значительно повышалась (табл. 125).

Таблица 125

Влияние накопления ассимилятов в листьях на интенсивность дыхания (по Сербину, 1952)

Варианты опыта	Выделено CO_2 в *мг* на 100 *г* сырого вещества листьев	Поглощено O_2 в *мг* на 100 *г* сырого вещества листьев	$\frac{CO_2}{O_2}$
Листья с нормальным оттоком. Растение крупное	14,1	14,5	0,97
Листья с остановленным оттоком. Растение крупное	26,0	25,6	1,01
Листья с нормальным оттоком. Растение мелкое	13,2	13,4	1,00
Листья с остановленным оттоком. Растение мелкое	24,4	22,2	1,10

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

По мере старения растения интенсивность дыхания его органов падает. Так, от весны до осени постепенно падает интенсивность дыхания свекловичных корней.

Современные данные об изменении интенсивности дыхания в течение вегетационного периода единогласно свидетельствуют, что дыхание сахарной свеклы от весны к осени убывает. Так, по данным Б. Н. Макарова (1950), интенсивность дыхания листьев сахарной свеклы уменьшается к осени примерно в четыре раза сравнительно с таковою в весенний период (табл. 126).

Таблица 126

Изменение интенсивности дыхания листьев сахарной свеклы в течение вегетационного периода (по Макарову, 1950)

Даты учета	9 *ч*		12 *ч*	
	температура в домике, °C	интенсивность дыхания в *мг* CO_2 в 1 *ч* на 1 *дм*^{2}	температура в домике, °C	интенсивность дыхания в *мг* CO_2 в 1 *ч* на 1 *дм*^{2}
21/VI	21	6,19	18	6,24
15/VII	31	6,18	31	5,71
15/VIII	22	1,78	31	3,29
15/IX	20	1,73	26	1,67

Таблица 127

Динамика интенсивности дыхания сахарной свеклы на разных этапах анатомо-морфологических изменений растения (по Rouboux, Lazar, 1952)

Этапы	Возраст свеклы в днях	Морфологические и анатомические признаки	Интенсивность дыхания в *мм*^{3} O_2 в 1 *ч* на 1 *мг* сухого вещества	Примечания
I	до 7	Первичная дифференциация тканей корня	0,13—5,20	Первые часы после намачивания
II	8—25	Вторичная дифференциация тканей корня	5,2	Интенсивность дыхания на постоянно высоком уровне
III	26—60	Увеличение гипокотиля и корня (2—12 листьев)	4,0—7,0	Очень высокая интенсивность дыхания
IV	60—120	Рост корня и накопление сахара	4,0—1,0	Снижение интенсивности дыхания
V	120	Созревание и цветение	1,0—0,3	Дальнейшее снижение интенсивности дыхания

Еще большее снижение интенсивности дыхания в конце вегетации наблюдали у корней сахарной свеклы бельгийские исследователи Рубе и Лазар (Rouboux, Lazar, 1952). Они дифференцировали ход дыхания сахарной свеклы в период вегетации на пять периодов (табл. 127), связанных с анатомо-морфологическими и химическими изменениями, происходящими в растении. В результате оказалось, что интенсивность дыхания корней падает к осени в 4—7 раз и даже более по сравнению с весенним темпом дыхания. Следует отметить, что учет дыхания в течение первых 25 дней производился на целых растениях, а в дальнейшем исследовались только корни.

Применяя различные сроки посева, можно получать корни сахарной свеклы различного возраста с различной активностью дыхания. Корни летнего посева, более молодые по сравнению с корнями весеннего посева, дышат интенсивнее, лучше переносят зиму и в связи с этим успешно используются для получения семян сахарной свеклы безвысадочным способом. Этот метод широко используется на Кубани и в Киргизии.

ПУТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЛЮКОЗЫ В ДЫХАНИИ СВЕКЛОВИЧНОГО РАСТЕНИЯ

В настоящее время уже не вызывает сомнений то, что помимо гликолиза глюкоза может быть использована в дыхании через посредство пентозофосфатного или апотомического цикла. Существование этого пути у сахарной свеклы также установлено, однако вопрос о доле его в общем дыхании очень мало изучен.

Интересные данные по этому вопросу были получены Г. М. Макаровой. Чтобы составить представление об участии в дыхании превращений по пентозофосфатному циклу, учет последнего в этой работе производился по остаточному дыханию испытуемых образцов, прошедших предварительно обработку раствором фтористого натрия (концентрация 0,03 *М* в 1 *л*) методом вакуум-инфильтрации. Объектом для исследования служили высечки из свекловичных листьев и диски из свекловичного корнеплода. Дыхание определяли в аппарате Варбурга при температуре 30°С (табл. 128).

Данные табл. 128 показывают, что в листьях свеклы превращение глюкозы происходит в равной мере по пентозофосфатному и гликолитическому циклам, тогда как в тканях корнеплода пентозофосфатный путь катаболизма является второстепенным, его интенсивность примерно в четыре раза меньше, чем в листьях.

Исследования метаболизма углеводов у сахарной свеклы, проделанные в США Вонг и Барбоуром (Wang, Barbour, 1961), показали, что в процессе дыхания корнеплода сахарной свеклы превращение глюкозы протекает в основном посредством гликолитического процесса и в небольшой степени через посредство пентозофосфатного цикла.

Таблица 128

Пентозофосфатное дыхание листовых высечек и корневых дисков сахарной свеклы (опыт 6/X 1960 г.) (по Макаровой, 1962)

Варианты опыта	Высечки из листьев			Диски из корнеплода		
	поглощено O_2 в *мкл* на 0,5 *г* ткани за 1 *ч*		% пентозофосфатного дыхания	поглощено O_2 в *мкл* на 0,5 *г* тканей за 1 *ч*		% пентозофосфатного дыхания
	инфильтрация воды	инфильтрация NaF		инфильтрация воды	инфильтрация NaF	
Контроль	330,0	188,4	57,0	198,0	27,7	14,0
Без меди	321,4	202,6	63,0	235,6	46,6	19,8
Без железа	243,0	96,3	39,6	—	—	—

В другой, ранней работе, проделанной Барбором с сотрудниками (Barbour, Bukler, Wang, 1958), по превращению глюкозы в плодах томатов, огурцов и цитрусовых, были получены аналогичные данные, показавшие, что 84% глюкозы подвергается расщеплению по гликолитическому пути и циклу Кребса, и лишь остальные 16% расщепляются по пентозофосфатному пути.

Следует отметить, что взаимоотношения между путями катаболизма глюкозы в дыхании сахарной свеклы нуждаются в дальнейшем освещении, так как четкие различия, наблюдаемые на начальных этапах этих процессов, могут сглаживаться в дальнейшем и переключаться с одного пути на другой.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957. Бах А. Н., Опарин А. И. Собрание трудов по химии и биохимии А. И. Баха. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950. Бородин И. П. Тр. СПб. о-ва естествоисп. 1876, **VII**. Бузанов И. Ф. Агробиологические свойства сахарной свеклы. Киев, 1960. Вотчал Е. Ф. и Толмачев И. М. Дневник Ботанического съезда в Москве, 1926. Джеймс В. Дыхание растений. М., ИЛ, 1956. Иванов С. Л. Маслобойно-жировое дело, 1927, 5, 6. Каррер П. Курс органической химии. Л., 1960. Колобова Е. В., Кудряшова Н. А. Тр. Главн. бот. сада, **VII**. Исследования по биологии и биохимии прорастания, 1960. Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А. Изв. АН СССР, отд. физ.-мат. наук. 1930, 7. Костычев С. П., Берг В. А. Исследование над суточным ходом фотосинтеза на черноморском побережье. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1930. Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. К Изв. АН СССР, отд. физ.-мат. наук, 1930, 6. Курсанов А., Благовещенский В. и Казакова М., Бюлл. МОИП, 1933, **42**, 2. Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. Биохимия, 1945, **10**, 2. Курсанов А. Л., Туркина М. В. ДАН СССР, 1952, **LXXXV**, 3. Макаров Б. Н. ДАН СССР, 1950, **LXXII**, I. Макарова Г. М. Дыхание и кислород-активирующие ферменты у сахарной свеклы, выращенной в условиях недостатка меди и железа. Канд. дис. Л., 1962. Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., Сельхозгиз, 1958. Опарин А. И., Дьячков Н. Н. и Глазунов И. В. Тр.

ЦИНС, 1930, **5**. Опарин А. И., Дьячков Н. Н. и Глазунов И. В. Лабораторные исследования процессов, совершающихся при хранении сахарной свеклы. Киев, 1931. Опарин А., Дьячков Н. Н., Каменская М. и Радкевич В. Тр. ЦИНС, 1934, **11**, 14. Рубин Б. А. Проблемы иммунитета культурных растений. Тр. майской сессии АН СССР, 1935. Рубин Б. А., Пушкинская О. И. и Соколова В. Е. Биохимия, 1945, **10**, 5—6. Семихатова О. А. Бот. журн., 1962, **47**, 5. Сербин С. С. Особенности физиологических и биохимических процессов у растений сахарной свеклы в зависимости от интенсивности их роста. Канд. дисс. Киев, 1952. Силин П. М. Бюлл. Сахаротреста. 1926, 7—8. Толмачев И. М. В кн.: «Свекловодство», **I**, Киев, 1940. Толмачев И. М., Ясникова О. О. Допов. УАСГН, 1959, 3(9). Туркина М. В., Дубинина И. М. ДАН СССР, 1954, **XCV**, I. Хелемский М. З. Хранение сахарной свеклы. Изд-во «Пищевая пром.», 1964. Якушкин И. В. и Рубин Б. А. Тр. ЦИНС, 1930, **5**. Barboor R. D., Buhler D. R. a. Wang C. H. Plant Physiol., 1958, **33**, 6. Oparin A. I. Biochem. Ztschr., 1922. **134**. Rouboux J., Lazar O. La sucreria Belge, 1952, II, 12. Stils W. Respiration. The bot. Rev., 1960, **26**, 2. Stoklasa J. Blät. für Zucerrübenbau, 1904, **II**. Stroemer, Öester — Ung. Ztschr. f. Zuckerind. 1902, **XXXI**. Tolbert N. E. a. Zill L. P. Plant Physiol., 1954, **29**. Wang C. H., Barbour R. D. J. Amer. Soc. Sugar beet Technol., 1961, **11**, 5.

ХИМИЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В ПЕРВЫЙ ГОД ЖИЗНИ

ХИМИЯ КЛУБОЧКА

Лишь около 25% веса клубочка многосемянной сахарной свеклы приходится на долю семени и около 72—77% на долю околоплодника с крышечками.

Из отдельных компонентов сухого вещества в семени преобладают крахмал, жир и азотистые вещества, а в околоплоднике и крышечке—лигнин, клетчатка и гемицеллюлозы. По данным А. Е. Максимовича (1937), эти вещества содержатся в семени свеклы в следующем количестве (в процентах на сухое вещество):

Азот	3,57	1,19
Жир	21,85	1,57
Водорастворимые сахара	2,48	следы
Крахмал	33,80	—
Гемицеллюлозы	1,58	13,41
Клетчатка	—	26,80
Лигнин	—	25,46
Зола	4,15	6,25

77,9% общего азота семени составляет белковый азот, 12,7% — азот органических оснований, 4,4% — азот амидов аминокислот, 4,4% — азот аминокислот и 1,8% — азот аммиака (Strohmer, Fallada, 1906). Из общего количества белкового азота семени в водную вытяжку переходит 7,8—12,5%, в последующую за ней вытяжку 5%-ным раствором хлористого натра — 31,5—33,7%, не растворимого в этих растворителях белкового азота остается 56,0—58,4%. Белки содержатся преимущественно в зародыше, жир — в зародыше и перисперме, лецитин — исключительно в зародыше, крахмал — главным образом в перисперме (Nestler, Stoklasa, 1896—1897).

Жир семени имеет удельный вес 0,9172, показатель преломления — 1,4723, иодное число — 127 и число омыления — 196 (Алексеева, 1940).

В сухом веществе семени найдено 1,9—2,31% клетчатки (Nestler, Stoklasa, 1896—1897; Strohmer, Fallada, 1906), 0,46% лецитина (Nestler, Stoklasa, 1896—1897), 0,62—0,71% органических кислот.

В 100 частях чистой золы семени найдено K_2O —20,14; Na_2O—8,0; MgO — 11,2; CaO — 3,83; Fe_2O_3 — 0,47; P_2O_5 — 43,22; SO_3 — 9,02 и SiO_2 — 2,81 части (Nestler, Stoklasa, 1896—1897).

По данным А. Е. Максимовича (1940), соотношение элементов (в процентах на сухое вещество) в семени и околоплоднике таково:

	Семя	Околоплодник
Зола	3,750	5,90
K_2O	0,812	1,26
CaO	0,132	1,29
P_2O_5	2,090	0,30

При расчете на сто частей золы картина следующая:

	Семя	Околоплодник
K_2O	21,60	21,40
CaO	3,52	21,80
P_2O_5	55,70	5,11

Т. е. зола околоплодника содержит значительно меньше фосфора и много кальция.

ХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПЕРИОД ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

Для характеристики изменения химического состава прорастающих семян сахарной свеклы можно привести результаты опыта А. Е. Максимовича с проращиванием клубочков на бумажном ложе. Клубочки перед проращиванием замачивали в течение 48 *ч* в пятикратном количестве дистиллированной воды, которую за это время три раза меняли. Семена и ростки анализировали без околоплодника.

В процессе прорастания наблюдалось заметное уменьшение сухого веса ростков, происходившее главным образом за счет расходования крахмала и жира (табл. 129). К концу опыта абсолютная

Таблица 129

Изменение химического состава прорастающих семян сахарной свеклы

Число дней проращивания	Длина ростка, *мм*	Содержание в *мг* в 100 семенах или ростках													
		сухого вещества	азота			жиров	углеводов				остаточного сухого вещества	органических кислот			золы углекислой
			общего	белкового	небелкового		водорастворимых сахаров	крахмала	гемицеллюлоз	суммы углеводов		суммы	щавелевой	других кислот	
0	0	322	12,2	11,5	0,7	70,5	17,4	101,0	5,1	113,5	138,0	1,71	1,03	0,68	15,7
7	5	324	12,7	11,1	1,6	67,6	27,1	83,8	4,5	115,4	141,0	3,04	1,59	1,45	16,3
13	20	303	12,9	10,7	2,2	57,6	55,9	37,0	5,3	98,2	147,2	3,42	2,12	1,30	18,0
15	до90	242	12,5	10,0	2,5	31,8	35,4	4,5	5,4	45,3	164,9	7,27	2,14	5,13	23,0

и относительная величины убыли были значительно больше для крахмала, чем для жира. В первые дни прорастания расщепление крахмала и жира сопровождалось интенсивным накоплением водно-растворимых углеводов. В дальнейшем, когда расход сахаров на дыхание и построение новых клеток превышал образование их из крахмала и жира, сумма воднорастворимых углеводов уменьшалась.

Абсолютное содержание в ростках общего азота за время опыта практически не изменилось, количество белкового азота уменьшилось на 13%, а количество небелковых форм азота увеличилось на 258%. Существенные изменения произошли и в содержании органических кислот и золы в ростках: абсолютное количество органических кислот повысилось на 325%, золы — на 47%.

При прорастании семян происходит не только расщепление, но и синтез белков. Синтез белков связан с образованием новых клеток в растущих растениях. В связи с построением новых клеток прорастание должно сопровождаться повышением содержания компонентов клеточных стенок.

Превращение веществ в прорастающих семенах происходит при участии ферментов, активность которых сначала возрастает, а затем снижается.

В опытах Рубо и Лазара (Rouboux, Lazar, 1956) в покоящихся семенах сахарной свеклы липазы и протеолитические ферменты имели слабую активность, амилолитическая активность была значительной. В первые 22 *ч* после пробуждения прорастающих семян протеолитическая активность мало изменялась, а затем, в течение последующих 50 *ч,* заметно увеличивалась.

Наблюдения С. Рискиной (1933) за изменением активности каталазы, пероксидазы, инвертазы и амилазы в прорастающих семенах сахарной свеклы показали, что в течение 8 дней опыта активность каталазы возрастала от 50 до 400 единиц, активность пероксидазы — от 0 до 1,2 единицы, активность инвертазы к 4-му дню возрастала от 0 до 2000 единиц, а к 8-му дню снижалась до 1200; активность амилазы ко 2-му дню прорастания увеличивалась от 2500 до 5000 единиц, а затем к 8-му дню снижалась до 1500.

Увеличение в ростках абсолютного количества золы (табл. 130)

Таблица 130

Содержание питательных веществ в корнях и ботве сахарной свеклы ко времени уборки (по Власюку, 1950)

Урожай корней, *ц/га*	Содержание в % на сухое вещество								
	N	зола	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	P_2O_5	SO_3	Cl
250—400	1,290	4,05	1,03	0,197	0,381	0,245	0,406	0,113	0,49
600—800	1,180	3,97	1,37	0,275	0,359	0,230	0,349	0,109	0,45
903—1024	1,107	3,57	1,42	0,291	0,344	0,225	0,475	0,116	0,42

в условиях опыта А. Е. Максимовича (1957) могло происходить только за счет усвоения ростками зольных элементов околоплодника. Увеличение абсолютного количества золы в ростках при проращивании клубочков сахарной свеклы на бумажном и песчаном ложе — явление обычное. При этом в ростках из клубочков, экстрагированных перед проращиванием водой, увеличение абсолютного количества золы всегда бывает значительно меньшим, чем в ростках из клубочков, не экстрагированных водой (Максимович, 1957). Наличие питательных веществ в песке сглаживает различия в содержании зольных элементов и азота в ростках из экстрагированных и неэкстрагированных клубочков.

Для развития ростка сахарной свеклы недостаточно тех запасов зольных элементов, которые отложены в семени; с ранних фаз прорастания растение начинает поглощать их из внешней среды. Еще Ю. Либих (1936) на основании результатов своих опытов с семенами бобов указывал, что прорастающее семя начинает поглощать минеральные вещества из почвы, как только появится хотя бы один корневой волосок. Это положение действительно и для сахарной свеклы.

В клубочках сахарной свеклы содержатся водорастворимые вещества, обладающие свойством тормозить прорастание семян (Лебов, 1939; Максимович, 1940; Rouboux, Lazar, 1954; Massart, 1957). Недавно в клубочках найдены оксибензойная, ванилиновая, кумаровая и феруловая кислоты, а также какое-то еще неидентифицированное вещество «х» (Massart, 1957). Все эти вещества, особенно кумаровая и феруловая кислоты, а также вещество «х», угнетают прорастание кресс-салата. Околоплодник сахарной свеклы содержит главным образом ванилиновую кислоту и вещество «х», а семя — ванилиновую и феруловую кислоты. В опытах А. Е. Максимовича (1957) экстрактивные вещества околоплодника клубочка задерживали быстрое прорастание семян сахарной свеклы только на ранних фазах этого процесса. В дальнейшем, когда под влиянием каких-то факторов депрессирующее свойство экстрактивных веществ устранялось, некоторые компоненты этих веществ способствовали более энергичному росту проростков и более дружному появлению всходов.

Биологический смысл торможения прорастания на ранних фазах развития, по-видимому, заключается в том, что у семян сахарной свеклы не наблюдается явления послеуборочного дозревания, и экстрактивные вещества околоплодника задерживают прорастание клубочков на стеблях высадков в условиях дождливой погоды.

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ КОРНЕВОГО ПИТАНИЯ В САХАРНОЙ СВЕКЛЕ

Содержание питательных веществ в сахарной свекле в тот или иной период вегетации находится в большой зависимости от условий произрастания. Особенно большим колебаниям может подвер-

гаться химический состав надземной части. В климатических условиях Киева во второй половине вегетации обычно усиливается отмирание листьев более ранних сроков появления. У сахарной свеклы эти листья значительно отличаются от листьев последующих генераций по своему химическому составу (Максимович, Оканенко, Бахир, 1952, 1955), и интенсивность процесса отмирания листьев варьирует в зависимости от характера сочетания факторов внешней среды.

В табл. 130 приведено процентное содержание питательных веществ в урожае корней и ботвы по данным полевых опытов П. А. Власюка, в табл. 131 — результаты анализа сахарной свеклы из вегетационного опыта А. Е. Максимовича.

В вегетационном опыте сахарная свекла выращивалась в песчаных культурах, на питательной смеси ВНИС. Вес сырой массы корня составлял 498 *г*, содержание сахара — 18%, вес массы корня — 128 *г* и надземной части с учетом отмерших листьев — 59 *г*. Надземную часть анализировали вместе с листьями, отмершими за все время вегетации.

Сахарная свекла принадлежит к числу растений, содержащих значительное количество K_2O, Na_2O и Cl. Содержание золы, отдельных элементов корневого питания и особенно Na_2O и Cl в листьях значительно выше, чем в корнях (табл. 131). В надземной части и в корнях содержится много азота и значительно меньше фосфора.

Таблица 131

Химический состав сахарной свеклы с учетом отмерших листьев (вегетационный опыт)

Питательные вещества	Содержание на сухое вещество, %			Содержание в *мл·экв* на 100 *г* сухого вещества		
	в целом растении	в надземной части	в корнях	в целом растении	в надземной части	в корнях
N	1,135	1,79	0,835	81,2	128,0	59,50
P_2O_5	0,412	0,67	0,300	5,8	9,4	4,20
SO_3	0,584	1,41	0,200	14,6	35,3	5,00
Cl	0,426	1,28	0,031	12,0	36,1	0,88
Сумма	—	—	—	113,6	208,8	69,60
K_2O	2,360	5,44	0,979	50,8	115,5	20,80
Na_2O	0,724	2,20	0,036	23,3	71,0	1,16
CaO	1,010	2,40	0,363	36,0	85,8	12,90
MgO	0,415	1,04	0,125	20,6	51,6	6,20
Сумма	—	—	—	130,7	323,9	41,10

По количеству поглощаемых из почвы питательных веществ сахарная свекла занимает одно из первых мест среди полевых культур. Считают, что в среднем на образование урожая в 100 *ц* корней с соответствующим количеством ботвы требуется 50—60 *кг* N, 15—20 *кг* P_2O_5 и 55—75 *кг* K_2O (Найдин, 1955).

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Как уже отмечалось, в процессе прорастания семян сахарной свеклы ростки начинают интенсивно поглощать питательные вещества из внешней среды еще до появления всходов на поверхности почвы. Если ограничить поступление зольных элементов на первых фазах прорастания, всходы получаются слабые, вес ростков ниже нормы (Максимович, 1957).

В дальнейшем, с развитием листовых органов и нарастанием сухого веса ростка, поступление питательных веществ через разрастающуюся в почве корневую систему усиливается (табл. 132).

Таблица 132

Динамика накопления питательных веществ на первых фазах роста сахарной свеклы (песчаные культуры)

Фазы роста	Содержание в *мг* в 100 семенах или ростках									
	сухого вещества	золы углекислой	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	P_2O_5	SO_3	Cl	N
Семя	259	11,9	2,35	0,21	0,44	1,71	4,99	1,78	0,12	9,55
Появление всходов	216	46,4	19,6	4,50	2,50	2,96	5,77	3,48	3,74	15,6
Начало появления:										
1-й пары листьев	870	242	90,6	28,4	19,7	13,7	13,5	11,8	16,3	56,7
2-й пары листьев	2230	629	226	81,0	53,0	38,4	27,8	27,4	42,1	134
3-й пары листьев	8600	2260	751	360	238	135	93,4	99,0	127	476

Потребность свекловичного ростка в поглощении питательных веществ из внешней среды с ранних фаз прорастания подчеркивает значение рядкового удобрения и особенно при внесении его на мало удобренных почвах. Для получения дружных, мощных и хорошо развивающихся всходов сахарная свекла должна быть обеспечена необходимыми питательными веществами в доступной форме с самого начала вегетации.

В отношении поступления и накопления питательных веществ в течение дальнейшего роста сахарной свеклы, вегетирующей в полевых условиях, рядом авторов (Liebscher, 1887; Душечкин, 1911; Белоусов, 1937; Власюк, 1950; Ратнер и др., 1956; Lüdecke, Nitzsche, 1957) установлены следующие закономерности.

1. Скорость накопления элементов корневого питания у сахарной свеклы, особенно на ранних фазах роста, сначала опережает скорость нарастания сухой массы, а потом, по мере роста растения, это различие сглаживается.

2. Существует некоторая прямая зависимость между интенсив-

ностью нарастания сухой массы растения и скоростью накопления в нем питательных веществ.

3. Питательные вещества поступают в сахарную свеклу в течение почти всей вегетации.

4. Максимум поступления питательных веществ обычно приходится на середину вегетации (июль — начало августа).

Последние три положения хорошо иллюстрируют данные Людеке и Нитцше (Lüdecke, Nitzsche, 1957) (табл. 133), которые изучали динамику накопления питательных веществ в сахарной свекле

Таблица 133

Динамика поступления питательных веществ в сахарную свеклу (по Lüdecke, Nitzsche, 1957; среднее за 5 лет)

День появления всходов	Содержание сухого вещества, *ц/га*	Содержание, *кг/га*					
		N	P_2O_5	K_2O	Na_2O	CaO	MgO
В ботве							
45	50	23,3	4,4	28,0	21,8	11,7	6,2
77	440	149,2	29,0	184,4	143,4	76,6	37,8
107	680	180,2	46,2	295,8	145,5	76,8	49,0
138	780	182,5	50,7	289,4	149,8	87,4	62,4
167	780	192,7	51,4	287,0	120,1	62,4	42,1
198	680	167,3	45,6	293,1	80,9	40,1	46,2
В корнях							
45	0,8	1,9	0,5	3,5	1,0	0,2	0,4
77	200	23,8	7,2	37,4	12,6	2,8	5,2
107	560	48,2	19,0	75,0	15,1	7,3	14,0
138	950	65,6	25,7	90,3	12,4	12,4	20,0
167	1100	77,0	25,3	93,5	9,9	13,2	20,9
198	1210	89,5	29,0	101,6	9,7	15,7	25,4
В целых растениях							
45	60	25,2	4,9	31,5	22,8	11,9	6,6
77	640	173,0	36,2	221,8	156,0	79,4	43,0
107	1240	228,4	65,2	370,8	160,6	84,1	63,0
138	1730	248,1	76,4	379,1	162,2	99,8	82,4
167	1880	269,7	76,7	380,5	130,0	75,6	63,0
198	1890	256,8	74,6	394,7	90,6	55,8	71,6

в полевых опытах в течение пяти лет. В опытах этих авторов во второй половине вегетации наблюдалось большое уменьшение абсолютного количества Na_2O в корнях. Такое явление отмечалось и в вегетационных опытах А. Е. Максимовича, но не всегда, а только в некоторых случаях, при этом уменьшение абсолютного количества Na_2O в корнях было менее значительным. Во всех этих опытах сахарную свеклу анализировали без отмерших листьев, так как во второй половине вегетации в полевых опытах трудно брать пробы

Таблица 134

Динамика накопления сухого вещества, азота и зольных элементов в растении сахарной свеклы, с учетом отмерших листьев (по Максимовичу, Оканенко и Бахиру, 1955)

Даты взятия проб	Содержание сухого вещества в надземной части, *г*	Содержание в *мг·экв* в надземной части одного растения							
		N	P	S	Cl	K	Na	Ca	Mg
Надземная часть									
4/VI	3,0	11,2	0,67	0,85	0,60	5,75	2,2	2,3	3,04
17/VI	15	52,0	2,20	4,16	3,82	17,60	12,0	10,9	15,40
23/VI	23	74,7	3,04	5,81	6,94	24,20	19,8	16,6	24,40
14/VII	45	94,0	5,40	12,40	15,10	44,40	30,5	35,5	37,70
2/VIII	55	87,1	5,62	15,40	17,40	50,80	38,5	47,4	45,30
29/VIII	54	69,1	7,94	20,80	19,10	57,50	38,6	49,9	41,60
19/IX	58	72,4	9,20	23,90	21,20	64,40	41,2	58,4	44,40
11/X	53	64,6	7,94	22,60	21,10	57,90	39,3	51,6	41,10
Корни									
4/VI	0,4	0,8	0,08	0,06	0,06	0,54	0,06	0,06	0,10
17/VI	3,8	7,0	0,78	0,53	0,52	4,09	0,63	0,41	0,93
23/VI	7,7	13,6	1,34	1,00	0,80	6,30	1,31	0,76	1,74
14/VII	42	44,2	4,96	5,24	1,02	14,70	2,21	3,25	6,39
2/VIII	81	64,2	6,93	6,28	1,20	21,50	3,07	7,00	11,10
29/VIII	116	88,3	9,30	6,85	1,33	29,30	2,99	11,10	11,30
19/IX	134	86,5	9,24	9,20	1,28	29,50	2,98	13,50	12,50
11/X	140	87,8	8,89	7,96	1,27	30,40	2,88	12,40	12,60

растений с отмершими листьями. В табл. 134 представлены результаты изучения динамики накопления элементов корневого питания в сахарной свекле с учетом отмерших листьев (Максимович, Оканенко, Бахир, 1955). Сахарную свеклу выращивали в почвенных культурах вегетационного опыта, пробы растений брали в 8 сроков вегетации в 30—35-кратной повторности и анализировали вместе с отмершими листьями. Последнее дало возможность установить некоторые новые закономерности в накоплении питательных веществ в вегетирующей сахарной свекле.

Табл. 134 хорошо иллюстрирует прямую зависимость между интенсивностью увеличения сухой массы листьев и корней и скоростью накопления в них питательных веществ. Следовательно, меняя условия корневого питания, можно в той или иной степени управлять ростом листьев и корня сахарной свеклы.

В этом опыте сахарная свекла была настолько хорошо обеспечена азотом, что со второй половины июля поступление его в растение из внешней среды резко замедлилось. Потребность формирующегося корнеплода в этом питательном веществе стала удовлетворяться главным образом за счет использования азота более ста-

рых листьев наружной части листовой розетки. В растениях началась усиленная миграция азота из надземной части в корнеплод (табл. 135).

Таблица 135

Динамика накопления суммы катионов и суммы анионов во всем растении сахарной свеклы, с учетом отмерших листьев (вегетационный опыт) (по Максимовичу, 1957)

Даты	Сырой вес корня одного растения, *г*	Содержание в *мг·экв* в одном растении		$\frac{K+Na+Ca+Mg}{N+P+S+Cl}$
		K+Na+Ca+Mg	N+P+S+Cl	
4/VI	2,9	14,0	14,3	0,98
17/VI	30	61,9	71,0	0,87
23/VI	56	95,1	1070	0,89
14/VII	212	1750	1820	0,96
2/VIII	359	2250	2040	1,10
29/VIII	509	2420	2220	1,09
19/IX	546	2670	2330	1,15
11/X	571	2480	2220	1,12

Усиленная миграция азотсодержащих веществ из надземной части сахарной свеклы в корнеплод связана с глубокими изменениями в жизнедеятельности всего растительного организма, значительно отражающимися на ходе формирования урожая (Максимович, Оканенко, Бахир, 1955). С развитием миграции азота из надземной части усиливается процесс отмирания листьев, ускоряется отмирание листьев более ранних сроков появления и уменьшается рабочая поверхность ассимиляционных органов. При значительном уменьшении ассимиляционной поверхности снижаются и суточные приросты сухого вещества и сахара в корне (рис. 67). Усиливая питание сахарной свеклы азотом, при достаточном обеспечении ее другими питательными веществами, можно отодвигать сроки наступления этих явлений.

В одном из вегетационных опытов А. Е. Максимовича (1957) сахарную свеклу выращивали на фоне двух питательных смесей. В одной серии этого опыта в почву вносили по 2,46 *г* азота, 2,81 *г* P_2O_5 и 3,63 *г* K_2O на сосуд (смесь I), в другой — по 4,81 *г* азота, 3,81 *г* P_2O_5 и 5,10 *г* K_2O на сосуд (смесь III). Во второй серии увеличились ассимиляционная поверхность и вес надземной части, позже начались миграция азота в корнеплод, усиление отмирания листьев ранних сроков появления и значительно повысилась величина суточных приростов сухого вещества и сахара в корне. В конечном счете все это привело к повышению веса корня и содержания в нем сахара при достаточно высокой сахаристости (рис. 68).

При достаточном количестве элементов корневого питания в течение всей вегетации на развитии сахарной свеклы благоприятно

сказывается внесение органо-минеральных удобрений. Сахарная свекла должна потреблять питательные вещества в течение всего вегетационного периода. Прекращение снабжения сахарной свек-

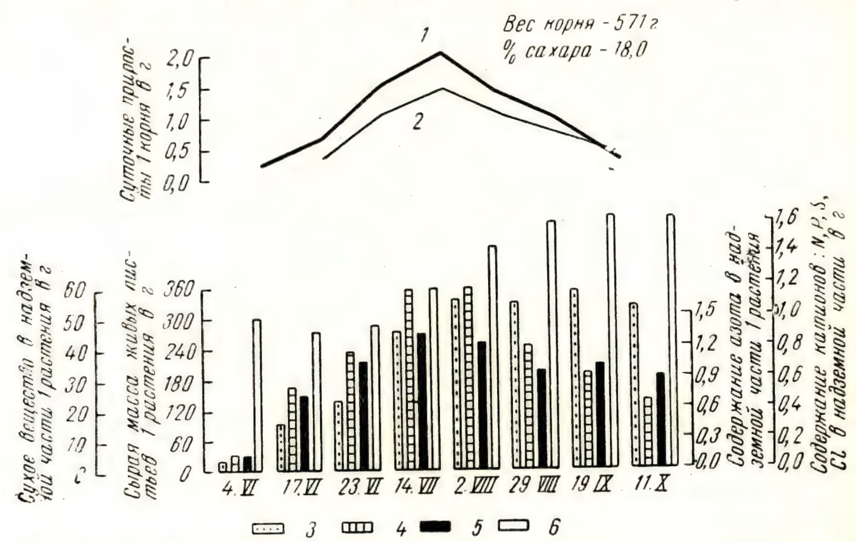


Рис. 67. Динамика формирования урожая сахарной свеклы. Вегетационный опыт 1949 г.; смесь I:

– сухое вещество; 2 — сахар; 3 — сухое вещество; 4 — сырая масса; 5 — общий азот; 6 — сумма катионов: N, P, S, Cl

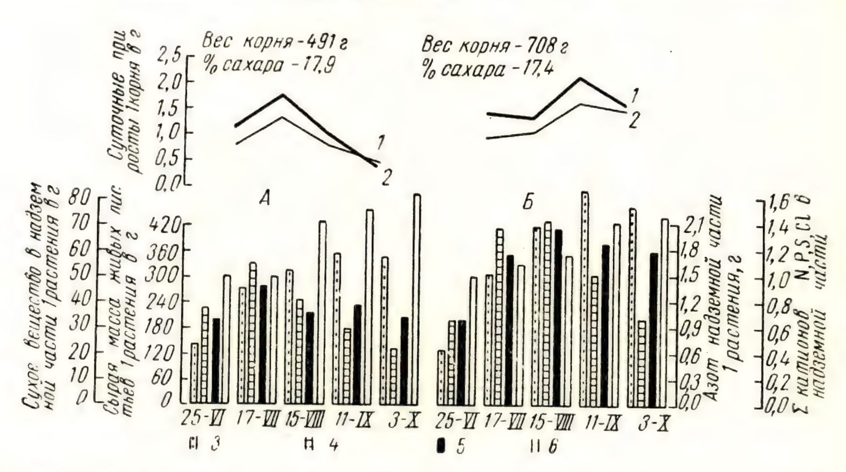


Рис. 68. Влияние условий питания на формирование урожая сахарной свеклы:

А — смесь I; *Б* — смесь III.
(Обозначения те же, что на рис. 67)

лы азотом, фосфором или калием в любой период вегетации приводит к замедлению роста в течение периода голодания и к сниже-

нию урожая. Величина снижения урожая зависит от фазы роста, условий предшествующего питания и длительности голодания (Любарская, 1949; Демиденко, Епишева, 1950).

Для получения хорошего урожая сахарная свекла должна быть обеспечена всеми необходимыми элементами корневого питания в необходимом количестве и соотношении. Большое значение, в частности, имеют условия азотного питания растений. Положительное действие калия и фосфора на урожай и качество сахарной свеклы в значительной степени зависит от обеспечения растений азотом по отдельным периодам вегетации. Установлено, что для формирования высокого урожая корней с достаточно высокой сахаристостью сахарная свекла должна быть обеспечена в течение вегетации всеми питательными веществами с соблюдением следующих условий: а) умеренного азотного питания в период прорастания и самых ранних фаз роста (Бузанов, 1936); б) высокого уровня всех питательных веществ в период усиленного формирования листовых органов; в) несколько ограниченного азотного питания и неограниченного поступления калия и фосфора в конце вегетации (Roemer, Wimmer, 1907).

Уровень обеспечения сахарной свеклы питательными веществами и особенно азотом, должен соответствовать конкретным условиям вегетации — длине вегетационного периода, условиям увлажнения, температурному режиму, инсоляции. Растения должны получать такое количество питательных веществ, при котором они успевали бы вызреть ко времени копки.

Явление миграции азота и сопутствующие ему изменения в ходе формирования урожая объясняют, почему в конце вегетации необходимо сокращение азотного питания. На достаточно высоком фоне питания поступление азота в сахарную свеклу в этот период должно быть ограничено настолько, чтобы последние 2—3 недели вегетации потребность корня в этом питательном веществе удовлетворялась не исключительно за счет азота внешней среды, а в значительной степени за счет реутилизации азота надземной части. Внешне это проявляется в характерном пожелтении листьев наружной части листовой розетки и в усилении их отмирания. Такие условия питания будут ограничивать осеннее новообразование листьев, способствовать лучшему вызреванию растений и получению корней с более высоким содержанием сахара.

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ НАКОПЛЕНИЕМ В САХАРНОЙ СВЕКЛЕ КАТИОНОВ И АНИОНОВ

Результаты опытов целого ряда исследователей показали, что у многих растений процентное содержание в сухом веществе катионов калия, натрия, кальция и магния в отдельности при разных условиях корневого питания заметно изменяется, а величина суммы эквивалентов этих катионов в 100 частях сухого вещества мало варьирует (Hoagland, 1948; Bear, 1950).

Бер (Bear, 1950) считает, что у растений имеется тенденция удерживать на постоянном уровне соотношение сумм поступивших в них за время вегетации катионов и анионов. Он связывает это с необходимостью поддержания в тканях электростатического баланса. Позже Шерер и Юнг (Scharrer, Jung, 1955, 1956) на основании опытов с яровой пшеницей, райграсом, подсолнечником, кукурузой и бобами тоже пришли к заключению, что у растений существует определенная зависимость между количеством поглощенных ими за время вегетации катионов и анионов.

В опытах А. Е. Максимовича с сахарной свеклой, выращивавшейся при разных дозах и соотношениях питательных веществ, сумма миллиэквивалентов калия, натрия, кальция и магния в 100 частях сухого вещества надземной части и всего растения, с учетом отмерших листьев, в конце вегетации колебалась относительно мало. В онтогенезе сахарной свеклы величина суммы этих катионов в 100 частях сухого вещества всего растения, с учетом отмерших листьев, от начала до конца вегетации постепенно снижалась. Причем изменение содержания суммы катионов происходило в определенной зависимости от изменения величины суммы анионов: азота, фосфора, серы и хлора. Величина катионно-анионного отношения в целом растении к концу вегетации заметно изменялась в зависимости от условий питания (Максимович, 1957, 1957а, 1958; Максимович, Оканенко, Бахир, 1957). Катионы и анионы какой-либо соли растение может поглощать в разном количестве, но в общем балансе накопление во всем растении (с учетом отмерших листьев) суммы поступающих в него катионов и суммы поступающих анионов происходит с примерно одинаковой скоростью. Такое явление наблюдается в песчаных и почвенных культурах вегетационных опытов с внесением азота в форме нитратов (табл. 135), в песчаных культурах с засолением хлористым натрием, с внесением минеральной питательной смеси с перегноем-сыпцом (Максимович, 1957), а также и в полевых опытах с внесением под сахарную свеклу навоза и минеральных удобрений (табл. 136). При вычислении эквивалентов содержавшийся в растении общий фосфор принят за одновалентный ион H_2PO_4, общая сера — за двухвалентный ион SO_4 и общий азот — за одновалентный ион NO_3.

В тот период, когда сахарная свекла в вегетационном опыте была достаточно обеспечена питательными веществами, скорость накопления во всем растении суммы катионов была практически такой же, как и скорость накопления суммы анионов (табл. 136). С 14/VII, когда поступление азота из внешней среды резко замедлилось и началась усиленная миграция его из надземной части в корень, скорость накопления суммы анионов уменьшилась и величина отношения (K+Na+Ca+Mg) : (N+P+S+Cl) ко 2/VIII увеличилась с 0,96 до 1,10. Но в дальнейшем (со 2/VIII) величина этого отношения практически не изменялась, т. е. скорость накопления в растениях анионов мало отличалась от скорости накопления в них катионов.

Таблица 136

Динамика накопления суммы оснований и суммы анионов во всем растении сахарной свеклы (полевой опыт) (по Максимовичу, 1957)

Даты	Сырой вес корня одного растения, *г*	Содержание в *мг·экв* в одном растении		Сумма оснований
		сумма оснований	N+P+S+Cl	(N+P+S+Cl)
18/VI	8	16,0	19,9	0,81
28/VI	26	41,4	50,0	0,83
9/VII	52	69,3	86,0	0,81
26/VII	111	102	129	0,79
6/VIII	182	121	161	0,75
16/VIII	234	139	174	0,80
4/IX	337	179	240	0,75

Мы вычислили величину катионно-анионного отношения для сахарной свеклы в полевых опытах Людеке и Нитцше (Lüdecke, Nitzsche, 1957), в которых изучалась динамика накопления в растениях K, Na, Ca, Mg, N и P. В этих опытах главная масса питательных веществ поступала в сахарную свеклу из внешней среды в течение первых 138 дней от появления всходов (см. табл. 137).

Таблица 137

Соотношение сумм катионов и анионов в целых растениях сахарной свеклы (по Lüdecke, Nitzsche, 1957)

День от появления всходов	Содержание сухого вещества, *кг/га*		Содержание в *кг·экв* с 1 *га*								Сумма катионов
	ботвы	корней	K	Na	Ca	Mg	сумма катионов	N	P	сумма анионов	сумма анионов
45	5	0,8	0,67	0,73	0,42	0,33	2,15	1,80	0,07	1,87	1,15
77	44	20	4,70	5,04	2,84	2,14	14,72	12,38	0,51	12,89	1,14
107	68	56	7,80	5,16	3,01	3,13	19,18	16,30	0,92	17,22	1,11
138	78	95	8,05	5,24	3,56	4,09	20,94	17,75	1,08	18,83	1,11
167	78	110	8,11	4,19	2,68	3,13	18,11	19,25	1,08	20,33	0,89

В варианте опыта с сортом урожайного направления величина отношения (K+Na+Ca+Mg) к (N+P) в целых растениях сахарной свеклы с 45-го до 138-го дня, после появления всходов, практически не изменялась (табл. 137). Для сорта нормального направления это отношение в отдельные сроки вегетации от 45-го до 138-го дня после появления всходов выражалось величинами 1,17, 1,12, 1,07 и 1,15. К 167-му дню от появления всходов величина рассматриваемого отношения снизилась до 0,92.

Отмеченная зависимость в накоплении в сахарной свекле суммы катионов и анионов наблюдается в условиях достаточного обеспечения растений питательными веществами и при правильном соотношении их в корнеобитаемой среде или при некотором избытке азота. В случае недостаточного обеспечения азотом или фосфором скорость накопления во всем растении суммы поступающих в него анионов несколько отстает от скорости накопления суммы катионов. Это наблюдается к концу вегетации и при избытке в корнеобитаемой среде калия или фосфора (Максимович, 1957).

В одном из опытов А. Е. Максимовича (1958) с гречихой, кукурузой и ячменем, выращивавшимися в поле по одинаковому фону удобрений, величина отношения (K+Ca+Mg) : (N+P+S+Cl) в надземной части вегетирующих растений изменялась в пределах: у гречихи — от 1,06 до 1,13, у кукурузы — от 0,45 до 0,58, у ячменя — от 0,54 до 0,63. Т. е. и в эти растения питательные вещества поступают так, что скорость накопления в них суммы K, Ca и Mg приближается к скорости накопления суммы N, P, S и Cl, но величина отношения суммы оснований к сумме анионов различная. Следовательно, взаимосвязь между накоплением суммы поступающих в растение катионов и накоплением суммы поступающих в него анионов является закономерностью, существующей не только у сахарной свеклы, но и у других травянистых растений.

Измерения электрического потенциала корней молодых растений хлебных злаков и некоторых других культур, проведенные Люндегардом (Lundegårdt, 1945, 1957), показали, что наружная поверхность протоплазмы эпидермиса поглощающей зоны имеет отрицательный заряд по отношению к окружающей среде. Поддержание отрицательного заряда необходимо для нормального функционирования корневой системы. Разрядка пограничных наружных слоев протоплазмы вызывает повреждения корневой системы. Для поддержания отрицательного потенциала поглощающих поверхностей корней требуется соответствующая концентрация солей и pH среды, а также правильное соотношение солей в питательной смеси. В некоторых пределах варьирования pH внешней среды величина отрицательного потенциала поглощающих поверхностей корней относительно мало изменяется. Величина потенциала специфична для вида растения.

Искусственное повышение отрицательного заряда корневой системы растения путем присоединения отрицательного полюса полярографа к надземной части, а положительного — к питательному раствору, усиливает поступление в растение катионов. Каждый катион имеет свое наиболее благоприятное значение отрицательного потенциала (E. Breazeale, Mc George, J. Breazeale, 1951; E. Breazeale, Mc George, 1955).

В процессе обмена веществ в тканях растений происходит нарушение соотношения между поступившими в него минеральными катионами и анионами, обусловливаемое превращением последних в органические формы. Особенно большие изменения вносят превра-

щения азота, так как в сумме эквивалентов поступающих в растение анионов фосфора, серы и азота обычно значительно бо́льшая часть приходится на долю последнего. У растений имеется тенденция к удержанию колебаний в катионно-анионном балансе в тканях на том или ином уровне. Нарушение соотношения между поступившими минеральными катионами и анионами способствует такой направленности обмена веществ в клетках, при которой усиливается новообразование органических кислот.

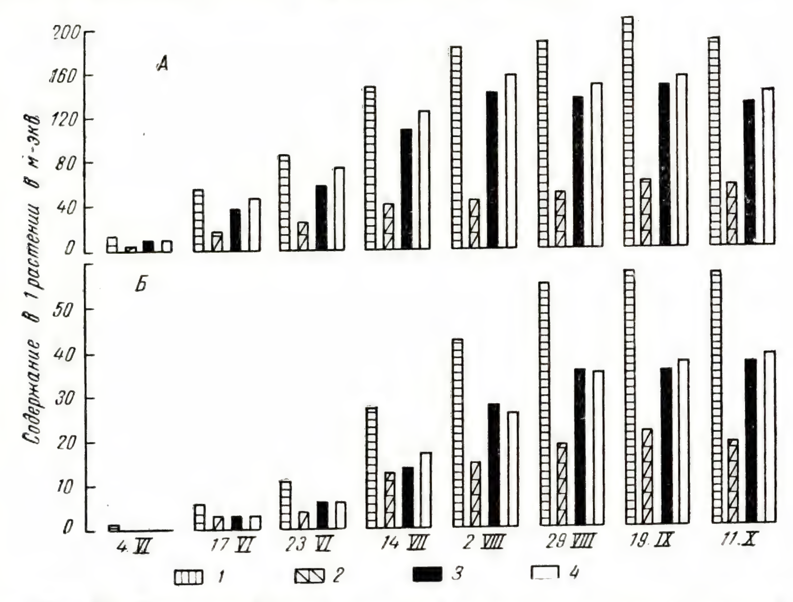


Рис. 69. Динамика баланса катионов и анионов в тканях сахарной свеклы.

А — надземная часть; *Б* — корень:

1 — сумма анионов: K, Na, Ca, Mg; *2* — сумма катионов: $N—NO_3$, P, S, Cl; *3* — сумма анионов и катионов, *4* — сумма органических кислот

В растительном организме связывание катионов в тканях, кроме связывания их неорганическими анионами, может осуществляться не только новообразованием органических кислот, но и путем добавочного образования углекислоты, изменения основности имеющихся в клетках солей многоосновных кислот, адсорбционным связыванием коллоидами клетки и т. д. (Максимович, Оканенко, Бахир, 1951). У сахарной свеклы, гречихи, кукурузы (Максимович, 1958) и ряда других растений (Pierce, Appleman, 1943; Ergle, Eaton, 1949) новообразование органических кислот является главным в количественном отношении способом поддержания катионно-анионного баланса в клетках после превращения минеральных анионов в органические формы.

На рис. 69 приведена динамика баланса катионов и анионов в тканях сахарной свеклы из вегетационного опыта, представленного

выше в табл. 133. В данном случае приближенная величина избытка минеральных катионов над минеральными анионами в тканях приведена в виде разности между суммой эквивалентов общего количества в надземной части и в корне каждого из катионов K, Na, Ca, Mg и каждого из анионов P, S, Cl и $N—NO_3$. Поправка на органические формы фосфора и серы не вводилась. Общий фосфор принимался за анион $H_2PO'_4$, общая сера — за анион SO''_4. Сопоставление избытка минеральных катионов над минеральными анионами, т. е. разности $(K+Na+Ca+Mg)-(N—NO_3+P+S+Cl)$, с суммой органических кислот показывает, что в течение всей вегетации сахарной свеклы этот избыток довольно хорошо балансируется органическими кислотами.

Поглощение питательных веществ корневыми системами растений можно рассматривать как активный физиологический процесс, который связан с жизнедеятельностью корневой системы и надземных органов, с совокупностью процессов обмена веществ, протекающих в растительном организме (Hoogland, 1948; Сабинин, 1940, 1955; Колосов, 1953). Довольно значительные изменения pH среды в условиях достаточного обеспечения растения питательными веществами относительно мало отражаются на величине pH клеточного сока (Hoogland, 1948; Lundegårdh, 1957). Можно предполагать, что и поглощение растением элементов корневого питания из внешней среды регулируется обменом веществ так, что потенциал корневой системы по отношению к корнеобитаемой среде поддерживается на определенном уровне. В связи с этим и поглощение питательных веществ растением происходит так, что в общем балансе корневого питания накопление суммы поступающих катионов находится во взаимосвязи с накоплением суммы поступающих анионов. При достаточном обеспечении растения элементами корневого питания скорость накопления суммы поступающих в него катионов относительно мало отличается от скорости накопления суммы поступающих анионов.

Некоторые различия в величине катионно-анионного отношения при разных условиях питания данного вида растений могут быть результатами приспособительных реакций обмена веществ к изменяющимся условиям внешней среды. Сама величина катионно-анионного соотношения определяется какими-то особенностями обмена веществ данного вида растения и может быть одним из показателей его требований к условиям питания. Растения с более высокой величиной рассматриваемого отношения (сахарная свекла, гречиха) требуют наличия в корнеобитаемой среде более широкого соотношения между необходимыми для них катионами и анионами. Растения же с меньшей величиной этого отношения (кукуруза, ячмень) могут довольствоваться и более узким соотношением между питательными катионами и анионами.

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ АЗОТИСТЫХ ВЕЩЕСТВ

Для ряда растений установлено, что с прекращением роста листа уменьшается и способность его тканей синтезировать белки (Смирнов, 1932). Исследованиями азотного обмена растений с применением стабильного изотопа N^{15} показано, что в растениях происходит непрерывное обновление белка и пиррольного ядра хлорофилла. Старое представление об относительной стабильности конституционных белков растений оказалось неправильным. В организме растений непрерывно обновляются не только запасные белки, но и конституционные белки протоплазмы. Наиболее интенсивно обновление белка происходит в молодых, быстро растущих растениях. По мере старения растений интенсивность обновления белка падает (Турчин, Гуминская, Плышевская, 1955). Молодые листья сахарной свеклы отличаются от более старых значительно бóльшим содержанием рибонуклеиновой кислоты в хлоропластах. Аналогичные возрастные изменения обнаружены и в корнях сахарной свеклы. С увеличением их возраста уменьшается процентное содержание рибонуклеиновой кислоты в лейкопластах (Сисакян, 1954). Можно предполагать, что способность листьев сахарной свеклы синтезировать белки находится во взаимосвязи с их ростом, и изменения в содержании общего и белкового азота в листьях разных сроков появления в большой степени зависят от внешних факторов роста в отдельные периоды вегетации.

В вегетационном опыте с сахарной свеклой, представленном в табл. 135, в период интенсивного нарастания поверхности и массы листьев первого и второго десятков наблюдалось и интенсивное увеличение количества общего и белкового азота в пластинках. В дальнейшем, когда рост этих листьев замедлился, соотношение между синтезом и распадом белка в пластинках сдвигалось в сторону распада, и началась миграция небелковых форм азóта (табл. 138). Как уже отмечалось, в этом опыте условия азотного питания сахарной свеклы были такими, что со второй половины июля поступление в растения азота из внешней среды резко ограничилось. С этого времени азотный обмен растения был направлен на удовлетворение потребностей формирующегося корнеплода в этом элементе за счет реутилизации азота надземной части; поступление азота в листья более поздних сроков появления резко замедлилось. В связи с этим более молодые листья, в данном случае 25, 26 и 27-й, жизненный цикл которых проходил главным образом в период ограничения поступления в растения азота из внешней среды, характеризовались замедленным ростом и ослабленным синтезом белков в тканях пластинок. С усилением распада белков в тканях листьев первого и второго десятков расщепление белков происходило примерно с такой же скоростью, как и отток небелковых форм азота, поэтому содержание белкового азота в процентах от общего мало изменилось. С увеличением же возраста листьев третьего десятка абсолютное количество общего азота в пластин-

Таблица 138

Изменение содержания общего и белкового азота в пластинках листьев сахарной свеклы (вегетационный опыт) (по Максимовичу, Оканенко и Бахир, 1955)

Даты взятия проб	Вес сырой массы пластинок у одного растения, *г*	Содержание сухого вещества, %	Содержание в % на сырую массу		Белковый азот в % от общего азота	Содержание в *мг* в пластинках листьев одного растения		
			азота общего	азота белкового		азота общего	азота белкового	азота небелкового
			Пластинки 5, 6 и 7-го листьев					
17/VI	22,6	9,1	0,380	0,320	84,5	86,0	72,5	13,5
23/VI	23,4	9,9	0,354	0,288	81,5	83,0	67,6	5,4
			Пластинки 15, 16 и 17-го листьев					
17/VI	4,14	12,9	0,816	0,690	80,2	33,8	28,6	5,2
23/VI	11,40	12,8	0,792	0,671	84,5	90,5	76,5	14,0
14/VII	28,60	15,2	0,694	—	—	198,0	—	—
2/VIII	32,60	14,2	0,463	0,400	86,5	151,0	130,0	21,0
			Пластинки 25, 26 и 27-го листьев					
14/VII	3,86	14,3	0,828	—	—	32,0	—	—
2/VIII	5,59	17,9	0,780	0,690	88,5	43,5	38,5	5,0
29/VIII	7,65	17,3	0,606	0,503	83,2	46,4	38,5	7,9
19/IX	8,40	18,1	0,524	0,417	79,9	44,4	35,1	8,9
11/X	8,22	21,4	0,622	0,429	69,0	51,0	35,3	15,7

ках не уменьшалось, но содержание белкового азота в процентах от общего снижалось и увеличивалось количество небелкового азота.

В корнях сахарной свеклы рассматриваемого опыта в период интенсивного поступления в них азота также наблюдалось интенсивное увеличение массы корнеплода и накопление в нем белкового азота (табл. 139). С ограничением поступления азота в корень резко снижалась скорость нарастания массы корня и практически прекращалось увеличение количества белкового азота. Но способность тканей корня к синтезу белков в конце вегетации не ослаблялась, содержание белкового азота в процентах от общего не уменьшалось.

Небольшие изменения в количестве белкового азота, приходящегося на 100 частей общего азота листьев и корней сахарной свеклы, в конце вегетации наблюдались и в условиях полевого опыта, проведенного Б. А. Рубиным (1938). Содержание небелкового азота в сырой массе корня в этом опыте во все три срока взятия проб удерживалось на одном уровне — 0,052—0,053%.

В условиях Клейнванцлебена содержание вредного азота в сырой массе корня фабричной сахарной свеклы с 31/VII до 31/VIII, в

Таблица 139

Изменение содержания общего и белкового азота в корнях вегетирующей сахарной свеклы (вегетационный опыт)

Дата взятия проб	Вес сырой массы одного корня, г	Содержание в % на сырой вес корня				Белковый азот в % от общего азота	Содержание в мг в одном корне		
		сахара	сухого вещества	азота общего	азота белкового		азота общего	азота белкового	азота небелкового
4/VI	2,9	—	12,5	0,365	—	—	11	—	—
17/VI	30	6,0	12,8	0,326	0,179	55	98	54	44
23/VI	56	7,0	13,7	0,340	0,164	49	191	92	99
14/VII	212	12,7	19,6	0,292	—	—	619	—	—
2/VIII	353	15,3	22,5	0,250	0,138	55	900	495	405
29/VIII	509	16,0	22,8	0,243	0,125	52	1235	636	599
19/IX	546	17,3	24,5	0,221	0,121	55	1210	660	550
11/X	571	18,0	24,5	0,215	0,111	52	1230	635	595

среднем за 20 лет (1939—1958 гг.), снижалось с 0,030 до 0,024% и к 30/IX — до 0,021% (Wöhlert, 1960).

По данным Б. А. Рубина, листья отличались от корней не только более высоким процентным содержанием в сырой массе общего и белкового азота, но и азота аминокислот и органических оснований. К концу сентября в листьях стало больше амидного азота. Доля азота аминокислот в сырой массе листьев и корней и содержание этого азота в процентах от общего в течение вегетации увеличивались, а содержание азота органических оснований изменялось в противоположном направлении. Концентрация суммы азота аминокислот и азота органических оснований изменялась мало.

В табл. 140, составленной по графикам, приведенным в работах Зоммер (Sommer, 1960), представлены изменения содержания азотистых веществ в соке, отжатом из листьев и корней сахарной свеклы, выращивавшейся в поле. Исследования проводились в течение вегетационного периода влажного 1958 и засушливого 1959 гг. В этих опытах в соке листьев содержалось больше общего, белкового и бетаинного азота и меньше азота амидов и азота аминокислот, чем в соке корней. С увеличением возраста растений концентрация общего, белкового и бетаинного азота в соке листьев и бетаинного азота в соке корней повышалась.

На увеличение концентрации азота бетаина в соке пластинок листьев сахарной свеклы в течение вегетации указывают также Шнайдер и Киршберг (Schneider, Kirchberg, 1958). Процент азота бетаина в сухом веществе сока пластинок листьев и количество азота бетаина на 100 частей общего азота в течение вегетации увеличивались, а содержание азота аминокислот уменьшалось, т. е. в условиях этих опытов содержание азота бетаина в пластинках листьев изменялось в направлении, противоположном содержанию азота аминокислот.

Таблица 140

Содержание отдельных аминокислот в соке листьев и корней вегетирующей сахарной свеклы (по Sommer, 1960)

Аминокислота	Содержание в *мкг* в 1 *мл* сока					
	1958 г.			1959 г.		
	28/VII	8/IX	9/X	20/VII	21/IX	21/X
Листья						
Лейцин	131	88	79	30	98	88
Валин	38	57	40	28	56	8
Аланин	127	133	199	10	65	50
Глютаминовая	82	42	218	18	92	20
γ-Аминомасляная	626	118	219	30	250	280
Корни						
Лейцин	176	152	225	510	330	328
Валин	69	47	58	118	89	96
Аланин	164	190	159	106	176	140
Глютаминовая	164	163	360	245	324	208
γ-Аминомасляная	640	520	540	408	398	423

В опытах Зоммера в засушливом 1959 г. значительно увеличивалась концентрация общего азота в соке листьев и корней. Увеличение концентрации происходило главным образом за счет небелковых форм азота, в связи с чем содержание белкового азота в процентах от общего в 1959 г. было заметно меньше. В 1959 г. наблюдалось значительное повышение концентрации азота бетаина в соке листьев и корней и изменение соотношения между аминокислотным и амидным азотом в соке корней. В 1958 г. в соке корней азота аминокислот было больше, чем азота амидов, а в 1959 г., наоборот, азота амидов было больше, чем азота аминокислот.

На основании исследований К. Смоленского (1909 и 1912 гг., цит. по Вогрызек, 1922) считали, что русские сорта сахарной свеклы, в отличие от западноевропейских, не содержат глютамина, а только аспарагин. В. Л. Кретович и З. Г. Евстигнеева (1949) показали, что в листьях и корнях русской сахарной свеклы содержатся обе эти аминокислоты. Н. М. Сисакян (1951) нашел в белках лейкопластов корней сахарной свеклы глицин, аланин, валин, лейцины, серин, треонин, фенилаланин, тирозин, аспарагиновую и глютаминовую кислоты, аргинин, лизин, пролин, оксипролин, гистидин, цистин — цистеин и метионин. Шнайдер и Киршберг (1958) сообщают, что в соке, отжатом из пластинок сахарной свеклы, они обнаружили в свободном виде глицин, аланин, валин, лейцин и изолейцин, серин, γ-аминомасляную кислоту, фенилаланин, аспарагиновую кислоту, аспарагин, глютаминовую кислоту, глютамин. Кроме того, в гидролизате белков сока найдены еще и треонин, цистин,

тирозин, аргинин, лизин, но γ-аминомасляной кислоты в гидролизате не было. Аминокислотный состав гидролизата белков сока листовых пластинок, черешков и корней сахарной свеклы одинаков. Авторы отмечают, что из числа идентифицированных до сего времени в сахарной свекле аминокислот им не удалось обнаружить только α-аминомасляной кислоты, гистидина, оксипролина и метионина.

Зоммер (1960) обнаружил в соке листьев и корней сахарной свеклы следующие аминокислоты и амиды аминокислот: глицин, аланин, валин, лейцин и изолейцин, серин, треонин, γ-аминомасляную кислоту, фенилаланин, тирозин, аспарагиновую кислоту, аспарагин, глютаминовую кислоту, глютамин, аргинин, лизин, пролин, гистидин. Кроме того, в гидролизате белков найдены еще цистин и метионин. В гидролизате белков отсутствовала γ-аминомасляная кислота и иногда обнаруживались следы триптофана. На основании визуального сравнения хроматограмм аминокислот сока листьев и сока корней автор указывает, что по набору отдельных аминокислот в соке между листьями и корнями сахарной свеклы различий не было. Он подчеркивает наличие в соке сахарной свеклы большого количества γ-аминомасляной кислоты в свободном состоянии. Для представления о количестве γ-аминомасляной кислоты в сахарной свекле Зоммер приводит содержание в листьях и корнях тех аминокислот, которые находятся в соке в относительно более высокой концентрации. В этом наборе свободных аминокислот сока корней и листьев γ-аминомасляная кислота в оба года исследования выделялась наиболее высоким содержанием (табл. 140).

ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭЛЕМЕНТОВ КОРНЕВОГО ПИТАНИЯ

Азот. Основными источниками азотного питания сахарной свеклы можно считать соли азотной кислоты и соли аммония.

Аммиак обычно не накапливается в тканях сахарной свеклы, он довольно быстро используется на синтез азотсодержащих органических соединений. Нитраты могут накапливаться в тканях, но для синтеза аминокислот они используются после восстановления до аммиака. Если источник азотного питания нитратный, то по содержанию нитратов в черешках выросших, но еще не старых листьев сахарной свеклы можно судить о степени обеспеченности растений азотом (Ulrich, 1950).

Условия азотного питания сахарной свеклы оказывают большое влияние на физиологические процессы и на формирование урожая. Одним из условий хорошего действия азота является одновременное наличие в корнеобитаемой среде в усвояемой форме всех остальных необходимых для растения элементов корневого питания в нужном количестве и соотношении между собой. Количество азота и других питательных веществ, которое растение может эффективно использовать, зависит от степени обеспечения его влагой, от условий инсоляции, температуры, длины вегетационного периода и т. д.

Эффективность аммиачной или нитратной формы азота в удобрении зависит от ряда условий — реакции среды, содержания в ней кальция и других катионов, степени обеспеченности растения углеводами. При нейтральной реакции среды лучшие результаты может дать аммиачный источник азотного питания, в слабокислой среде — нитратный. Хорошему действию аммиачной формы азота способствует повышение содержания в питательной среде ионов кальция, а также магния и калия. Обязательным условием хорошего усвоения растением аммиачной формы азота является наличие в нем достаточного количества углеводов (Прянишников, 1945, 1952). Избыток азота в почве на самых ранних фазах роста сахарной свеклы может задерживать первоначальный рост растений (Бузанов, 1936). Особенно опасен для проростков сахарной свеклы избыток аммиачной формы азота (Прянишников, 1945).

В последние годы в практику нашего свеклосеяния начинают внедряться так называемые жидкие азотные удобрения — жидкий аммиак, аммиачная вода и различные аммиакаты. По действию на урожай сахарной свеклы в производственных опытах эти жидкие удобрения оказались равноценными аммиачной селитре (Сидоров, Барова, 1959).

Замена нитратного азота аммиачным вносит большие изменения в обмен веществ сахарной свеклы. В опыте А. Е. Максимовича (1957а) с песчаными культурами ростки сахарной свеклы выращивали при добавлении небольшой дозы питательной смеси с нитратной формой азота (0,3 *г* азота на сосуд с 16 *кг* песка). Затем, через 21 день после посева, в каждый сосуд одной серии опыта была внесена питательная смесь с 1,5 *г* азота в форме $Ca(NO_3)_2$ и $NaNO_3$, а в сосуды второй серии — с 1,5 *г* азота в форме $(NH_4)_2SO_4$. Эти питательные смеси отличались между собой только формой азота, содержание же остальных катионов и анионов в них было одинаковым. Замена нитратного азота аммиачным способствовала снижению процентного содержания в ростках органических кислот, пектиновых веществ, K_2O, Na_2O, CaO, MgO и повышению содержания P_2O_5, SO_3 и Cl (табл. 141).

В опытах А. С. Оканенко и Л. К. Островской (1953) сахарная свекла в вариантах с аммиачными питательными смесями отличалась от растений, росших на нитратных смесях, большей интенсивностью дыхания тканей листьев и корней и более высокой активностью каталазы и пероксидазы. В опытах А. В. Владимирова (1948) аммиачный источник азотного питания способствовал повышению содержания в тканях сахарной свеклы белкового, аминокислотного, амидного и аммиачного азота. При внесении под вегетирующую сахарную свеклу высоких доз сернокислого аммония увеличение содержания в растении азота амидов аминокислот происходит главным образом за счет повышения количества глютамина (Vickery, Pucher, Clark, 1936).

При недостатке азота у сахарной свеклы рано прекращается нарастание массы листьев, развивается относительно небольшая,

Таблица 141

Влияние нитратного и аммиачного азота, входящего в удобрение, на химический состав ростков сахарной свеклы

Сроки взятия проб	Сухой вес одного ростка, *г*	Содержание в % на сухое вещество ростка										
		органических кислот	пектата Ca	общего азота	N—NO_3	P_2O_5	SO_3	Cl	K_2O	Na_2O	CaO	MgO
Перед подкормкой	0,25	13,7	—	3,72	0,25	0,72	1,34	1,37	6,47	4,07	1,39	1,7
После подкормки N—NO_3												
через 5 дней	0,52	14,5	19,2	4,79	1,81	0,75	1,23	1,66	7,61	4,32	1,83	1,94
через 10 дней	1,97	12,5	19,0	4,58	1,59	0,92	1,20	1,25	7,06	3,77	1,35	1,91
После подкормки N—NH_4												
через 5 дней	0,46	7,8	12,1	4,78	0,32	1,07	3,56	4,44	6,79	3,66	1,56	1,58
через 10 дней	1,47	5,1	7,0	5,13	0,74	1,73	1,99	4,78	5,63	2,90	0,97	1,53

маломощная надземная часть и в конечном счете получается мелкий корень. Сахаристость такой свеклы может достигать максимума значительно раньше, чем у свеклы с нормальным обеспечением азотом, и вообще может быть довольно высокой, но абсолютное количество сахара в корне обычно бывает пониженным (Hellriegel, 1893; Roemer, Wimmer, 1907). Имеются указания на то, что при недостатке азота снижается интенсивность фотосинтеза растений (Бриллиант, 1949).

Недостаточное обеспечение сахарной свеклы азотом обусловливает светло-зеленую окраску надземной части растения, а также ускоряет пожелтение и отмирание более старых листьев (Krüger, Wimmer, 1927). Обычно у отмирающего листа пожелтение наблюдается прежде всего на участках между жилками сосудистой системы; жилки и ткань около них сохраняют зеленую окраску. При отмирании листа, вызванном недостатком азота, в первую очередь начинают желтеть жилки сосудистых пучков и прилегающая к ним ткань, а части листа, удаленные от жилок, могут сохранять светло-зеленую окраску (Авдонин, 1954).

Влияние на сахарную свеклу избытка азота в корнеобитаемой среде при недостатке других элементов питания иллюстрируют данные вегетационного опыта А. Е. Максимовича, проводившегося методом песчаных культур. В этом опыте за основу была взята питательная смесь ВНИС, содержащая 3,4 *г* азота в форме нитратов. Увеличение дозы азота производилось путем дополнительного внесения NH_4NO_3. Увеличение дозы азота сопровождалось сначала повышением, а при чрезмерном избытке азота уменьшением веса корня; заметно снижалась и сахаристость корня (табл. 142). Снижение содержания сахара в сырой массе корня происходило как за счет увеличения степени обводнения тканей, так и за счет уменьшения доли сахара и повышения доли несахаров в сухом веществе корня.

При обеспечении растений всеми остальными элементами кор-

Таблица 142

Влияние нарастающих доз азота, входящего в удобрение, на урожай сахарной свеклы и продуктивность фотосинтетической работы листьев

Азота на сосуд, *г*	Сырой вес корня, *г*	Содержание сухого вещества в корне, %	Содержание сахара в корне, %		Вес сухой массы на одно растение, *г*				Продуктивность работы листьев в *г* сухого вещества корня на 1 *г* листьев
			на сырой вес	на сухой вес	корня	живых листьев	отмерших листьев	всех листьев	
1,7	373	28,0	18,9	67,5	104,2	14,4	18,2	32,6	3,21
3,4	498	25,7	18,0	70,0	128,0	33,6	25,6	59,2	2,16
6,8	522	25,0	14,8	59,3	130,5	55,1	15,7	70,8	1,84
8,5	394	26,8	14,9	55,6	105,5	63,4	13,8	77,2	1,37

невого питания повышение дозы азота до уровня, соответствующего данным конкретным условиям внешней среды (увлажнения, инсоляции, температурного режима, длины вегетационного периода и др.), обычно сопровождается увеличением веса корня и сбора сахара, сахаристость при этом остается достаточно высокой.

Увеличение азотного питания при недостатке других элементов способствует увеличению массы листьев и величины отношения между весом листьев и весом корня. В связи с этим продуктивность фотосинтетической работы листьев, измеряемая количеством сухого вещества корня на 1 *г* сухой массы листьев, у сахарной свеклы снижается (табл. 142). Увеличение листовой поверхности при повышении азотного питания сопровождается увеличением количества воды, испаряемой растением за время вегетации, но расход воды на 1 *г* образовавшегося сухого вещества (транспирационный коэффициент) снижается (Krüger, Wimmer, 1927).

В вегетационных опытах А. Е. Максимовича (1957) нарастание дозы азота в удобрении способствовало повышению содержания азота, золы и суммы катионов — калия, натрия, кальция и магния в сухом веществе корней (табл. 143). В надземной части, с учетом отмерших листьев, содержание азота увеличивалось, а содержание золы и суммы катионов уменьшалось. Увеличение только азотного питания сопровождалось уменьшением величины отношения между суммой миллиэквивалентов калия, натрия, кальция, магния, азота, фосфора, серы и хлора в надземной части, с учетом отмерших листьев, в корнях и во всем растении.

Значительное увеличение дозы азота в удобрении в полевых условиях вызывает повышение содержания общего и растворимого азота, а также общей и растворимой золы (Decoux, Vanderwaeren, Simon, 1938; Lüdecke, 1959).

Условия азотного питания сахарной свеклы оказывают влияние на состав клеточных стенок листа. В вегетационных опытах нарастание дозы азота сопровождалось заметным уменьшением содер-

Таблица 143

Влияние нарастающих доз азота в удобрении на химический состав сахарной свеклы (по Максимовичу, 1957)

Азота на сосуд, г	Содержание в % на сухое вещество														
	золы углекислой	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	N	P_2O_5	SO_3	Cl	C	C/N	органических кислот	гемицеллюлоз	пектата Ca	сырой клетчатки
Надземная часть (живые и все отмершие листья)															
1,7	23,2	8,39	3,70	1,54	1,03	1,20	0,82	1,91	2,12	34,5	28,9	10,0	6,97	12,6	13,8
3,4	18,4	5,44	2,20	2,40	1,04	1,79	0,67	1,41	1,28	36,0	20,1	10,2	6,68	9,62	13,2
6,8	18,7	4,80	2,12	3,36	1,09	2,73	0,53	1,23	1,22	35,9	13,2	10,8	5,93	8,34	11,6
8,5	17,5	4,33	1,92	3,21	0,97	3,50	0,52	1,09	1,05	36,6	10,5	9,8	5,35	5,58	11,3
Корень															
1,7	2,40	1,18	0,041	0,19	0,12	0,50	0,36	0,19	0,051	42,0	84,2	0,99	—	—	—
3,4	2,42	0,98	0,036	0,36	0,13	0,84	0,30	0,20	0,031	42,2	50,5	1,23	—	—	—
6,8	2,91	1,12	0,032	0,67	0,11	1,61	0,28	0,24	0,030	42,2	26,2	1,75	—	—	—
8,5	2,62	1,07	0,038	0,55	0,08	2,02	0,30	0,27	0,037	42,2	20,9	1,49	—	—	—

жания пектиновых веществ в надземной части, а в некоторых случаях и снижением доли сырой клетчатки (табл. 143). Стенки клеток тканей листа содержат большое количество воды. Водоудерживающая способность клеточных стенок зависит от их химических и физических свойств. Основу клеточных стенок составляет целлюлоза, но она менее гидрофильна, чем пектиновые вещества и гемицеллюлозы. Следовательно, при обеднении клеточных стенок пектиновыми веществами их водоудерживающая способность должна снижаться. Избыточное азотное питание сахарной свеклы обычно способствует снижению ее устойчивости против подвядания листьев в жаркие летние дни и против некоторых заболеваний. Возможно, что одной из причин этого явления могут быть изменения состава клеточных стенок листьев.

Для получения высокого урожая сахарной свеклы чрезвычайно важно достаточное обеспечение растений азотом в период формирования главной массы листьев. Для формирования корнеплода с достаточно высокой сахаристостью важно использование сахаров, передвигающихся из листьев в корни, и отложение их в тканях в качестве запасного вещества — сахарозы. В этот период избыточное снабжение сахарной свеклы азотом может привести к нежелательным результатам. Слишком сильное стимулирование ростовых процессов может задержать созревание сахарной свеклы (Прянишников, 1952).

При избытке азота, особенно в последний период вегетации, сильно увеличивается надземная часть сахарной свеклы и могут быть получены корни с большим весом. Но такая свекла часто не успевает вызреть ко времени уборки и корни ее могут быть водянистыми, с относительно высоким содержанием азота и золы и с пониженной сахаристостью. Как уже отмечалось, для получения сахарной свеклы, отвечающей требованиям практики, необходимо в конце вегетации ограничить азотное питание растений при достаточном обеспечении их калием и фосфором.

В практике регулирование питания сахарной свеклы осуществляется путем сочетания основного удобрения с рядковым и подкормками. Внесение азота до появления на растениях листьев третьего десятка более эффективно, чем на более поздних фазах ее роста (Тонкаль, 1939, 1940).

Фосфор. При хорошем обеспечении сахарной свеклы фосфором и другими питательными веществами на долю минеральных соединений фосфора в листе приходится больше 50% от общего количества его в этом органе, а в корне — значительно меньше 50%. В листе во фракции органических соединений фосфора преобладают фосфатиды, а в корне — нуклеопротеиды и фосфатиды (Любарская, Архипова, 1950). Минеральные соединения фосфора используются в тканях в реакциях фосфорилирования, кроме того, они играют большую роль в создании буферных свойств и регулировании реакции клеточного сока.

По данным Бужи и Кийе (цит. по Рубину, Любарской и Гулидовой, 1960), ткани сосудистой системы пластинок листьев, черешков и головки корня сахарной свеклы отличаются от прилегающей паренхимной ткани более высоким содержанием фосфорных эфиров сахаров и минерального фосфора. По содержанию фосфорных эфиров в листьях и корнях сахарной свеклы первое место занимает глюкозо-6-фосфат, второе место в листьях принадлежит фруктозо-1-6-дифосфату, в корнях — фруктозо-6-фосфату. Количество глюкозо-1-фосфата незначительно. Следует отметить высокое содержание в листьях и корнях 3-фосфор-глицериновой кислоты.

Сахарная свекла, как и другие корнеплоды, очень чувствительна к недостатку фосфора в почве и к действию фосфорнокислых удобрений. Действие фосфора зависит от обеспеченности растений другими питательными веществами и прежде всего азотом. При недостатке азота действие фосфора не может проявиться в полной степени (Прянишников, 1952). При недостаточном обеспечении азотом в сахарной свекле резко уменьшается содержание фосфорных соединений, в состав которых входит азот, в первую очередь азот нуклеопротеидов. Избыток фосфора при недостатке азота вызывает дальнейшее снижение количества нуклеопротеидов, которое наблюдается одновременно со снижением содержания белкового азота. При хорошем обеспечении свеклы азотом фосфор оказывает положительное влияние на синтез белков (Любарская, Архипова, 1950).

Фосфаты способствуют лучшему развитию корневой системы сахарной свеклы и более быстрому распространению ее в почве (Сазанов, 1917; Соколов, 1950). Считают, что фосфаты если не ускоряют развитие растений против нормы, то уменьшают запоздание созревания в результате избыточного азотного питания. Внесением фосфатов совместно с азотными удобрениями можно до некоторой степени предотвратить отрицательное влияние последних на качество свеклы (Briem, 1899; Прянишников, 1952).

Недостаток фосфора задерживает рост сахарной свеклы, снижает вес корня, в листьях наблюдается некоторое скопление сахаров. При недостатке фосфора молодые листья и корень сахарной свеклы обеспечивают свою потребность в этом питательном веществе за счет реутилизации фосфора старых листьев. При достаточном содержании фосфора в почве такая реутилизация, по-видимому, имеет ограниченное значение (Любарская, Архипова, 1950). Если растения сахарной свеклы не обеспечены фосфором с самого начала развития, то вскоре после появления всходов они заметно отстают в росте и приобретают тусклую темно-зеленую окраску. При большом недостатке фосфора края нижних листьев становятся темно-коричневыми и отмирают без перехода зеленой окраски в желтоватую (Магницкий, 1960). Влияние фосфора на сахаристость свеклы зависит от целого ряда условий. В одних случаях фосфор способствует повышению содержания сахара в сырой массе корня, в других — этого не наблюдается.

В вегетационном опыте А. Е. Максимовича, проводившемся на малогумусном выщелоченном черноземе, умеренная доза P_2O_5 в удобрении (1,25 *г* на сосуд с 12 *кг* почвы) давала заметную прибавку веса корня сахарной свеклы, но не повышала его сахаристости. Увеличение дозы P_2O_5 до 2,5 и 5,0 *г* на сосуд не оказывало заметного влияния на вес и сахаристость корня. Доза 7,5 *г* P_2O_5 на фоне 2,0 *г* азота и 2,2 *г* K_2O было депрессивной — вес и сахаристость корня уменьшались. Дополнительное внесение азота и калия снимало депрессию от избытка фосфора, вес корня значительно увеличивался, но сахаристость не повышалась (табл. 144).

Таблица 144

Влияние дозы фосфора в удобрении на вес и сахаристость корня сахарной свеклы

P_2O_5 на сосуд, *г*	Вес корня, *г*	Содержание сухого вещества, %	Содержание сахара, %	
			на сырой вес	на сухое вещество
0	451	25,0	18,2	72,9
1,25	603	25,0	17,6	70,4
2,50	562	23,7	17,4	73,5
5,00	632	24,6	17,4	71,5
7,50	504	24,5	16,8	68,5
7,50*	865	24,4	16,6	68,0

* В этом варианте P_2O_5 вносили на фоне 4,0 *г* N и 4,4 *г* K_2O на сосуд.

В торфо-песчаных культурах вегетационных опытов, проводившихся на Бернбургской опытной станции, уменьшение умеренной дозы P_2O_5 в 2—3 раза, на фоне не изменяющегося содержания N и K_2O в удобрении, сопровождалось значительным снижением не только веса, но и сахаристости корня сахарной свеклы. Увеличение этой, условно принятой за умеренную, дозы P_2O_5 в 2 раза давало некоторую прибавку в весе корня, но сахаристости не изменяло (Roemer, Wimmer, 1907; Krüger, Wimmer, 1927).

В полевых исследованиях на опытных станциях тоже нередки случаи, когда внесение под сахарную свеклу полного минерального удобрения (NPK) в количестве, дающем повышение урожая, сопровождалось снижением содержания сахара в корне, не устраняемым увеличением дозы фосфора (Тонкаль, 1955). В 359 полевых опытах, проводившихся в 1934—1938 гг. в свеклосеющих районах Великобритании, фосфорнокислые удобрения не оказывали влияния на сахаристость сахарной свеклы (Рассел, 1955). В. Шнейдевинд (1933) указывает, что в условиях опытного хозяйства Лаухштедт повышение сахаристости сахарной свеклы от внесения фосфорнокислого удобрения наблюдалось в тех случаях, когда из-за погодных условий свекла не достигала необходимой спелости, и фосфор способствовал ускорению созревания. Если же свеклу убирали в

спелом состоянии, фосфорнокислые удобрения не оказывали влияния на содержание сахара в корне.

Все это, конечно, не умаляет значения фосфора как важного компонента удобрений, вносимых под сахарную свеклу. Без достаточного обеспечения сахарной свеклы фосфором трудно получить хороший урожай корней с высокой сахаристостью.

Сера и хлор. Подобно фосфору, часть серы находится в тканях растений в форме минеральных соединений — сульфатов. В отношении некоторых растений имеются указания на то, что при старении листьев содержание в них белковой серы в процентах от общего ее количества уменьшается, а сульфатной — увеличивается (Mothes, 1938). В опытах А. Е. Максимовича содержание не растворимой в воде серы в надземной части сахарной свеклы в фазе двух-трех пар листьев выражалось величиной 57,8%, в конце июня — 52,0%, в конце августа — 21,5% и в начале сентября — 16,1% от общего ее количества.

В отношении хлора пока еще нет достаточно убедительных доказательств того, что он является необходимым и незаменимым для растений элементом. Но результаты многочисленных опытов показали, что сахарная свекла положительно реагирует на хлорсодержащие удобрения (Шнейдевинд, 1933; Рождественский, 1939; Прянишников, 1952; Selke, 1955).

Хлор принадлежит к числу элементов, легко поступающих в растения, и может накапливаться в тканях в довольно значительном количестве. У сахарной свеклы хлор накапливается главным образом в листьях. Концентрация хлора в сухом веществе надземной части сахарной свеклы значительно выше, чем в сухом веществе корня (см. табл. 132). В листе содержание хлора в сухом веществе черешка больше, чем в сухом веществе пластинки (Ulrich, Ohki, 1956).

Ульрих и Оки (Ulrich, Ohki, 1956) сообщают, что отсутствие хлора в водных культурах и в окружающем опытные растения воздухе вызывало задержку роста сахарной свеклы и появление хлороза листьев. Хлороз появлялся прежде всего на пластинках более молодых листьев. Жилки таких листьев оставались зелеными, а пластинки между жилками изменяли окраску до светло-зеленой и даже желтой. Внесение в питательный раствор хлоридов или бромидов полностью устраняло хлороз и обеспечивало хороший рост сахарной свеклы. На фоне хорошего обеспечения растений калием недостаток хлора снижал содержание сахара в корне, а при одновременном недостатке калия и хлора сахаристость корня повышалась. Добавление хлора обеспечивало заметное улучшение роста сахарной свеклы и отложение сахара в корне. Бром способен заменить хлор не только в отношении действия на рост надземной части и корня сахарной свеклы, но и в отношении влияния на сахаристость корнеплода.

В почвенных культурах вегетационных опытов И. Г. Рождественского (1939) сахарная свекла в начальный период роста лучше

отзывалась на сульфаты, а в период интенсивного листообразования и последующего созревания — на хлориды. Сочетание сульфатов калия, натрия и магния с внесением хлоридов этих элементов в период образования 14-го листа улучшало условия роста свеклы, а также образования и накопления сахара. При внесении в сосуды сульфатов, без хлоридов, ускорялось старение листьев. В присутствии хлоридов, а также сочетания сульфатов с хлоридами листья сахарной свеклы в конце вегетации были более жизнедеятельными и в течение вегетации лучше противостояли искусственной почвенной засухе. Кроутер (Crowther, 1950, цит. по Ulrich, Ohki, 1956) тоже отмечает, что в вариантах с внесением под сахарную свеклу хлористого натрия растения подвядали меньше, чем в варианте с внесением сернокислого натрия.

В наших вегетационных опытах исключение из питательной смеси хлора сопровождалось небольшим снижением веса корня сахарной свеклы. Увеличение содержания хлора в питательной смеси в 2,4—3 раза, при одной и той же концентрации катионов и анионов, не оказывало заметного влияния на вес корня, но способствовало некоторому повышению сахаристости свеклы (табл. 145, опыты 1957 и 1958 гг.). Аналогичное влияние на вес и сахаристость корня сахарной свеклы оказывало и дополнительное внесение в подкормках 3,94 и 7,88 *г* хлора в виде хлористого натрия на фоне полной питательной смеси ВНИС, содержащей 0,76 *г* хлора (табл. 145, опыт 1954 г.). Исключение из питательной смеси хлора не оказывало большого влияния на листообразование и на вес листьев к

Таблица 145

Влияние хлора на урожай сахарной свеклы (песчаные культуры)

Содержание хлора в *г* на сосуд 15,5 *кг* песка	Вес корня, *г*	Содержание в сырой массе корня, %		Вес сухой массы на растение, *г*			
				корня	листьев		
		сухого вещества	сахара		живых	отмерших	живых и отмерших
Опыт 1954 г.							
0,76	387	23,1	15,1	89,5	26,6	25,8	52,4
4,70	385	24,9	16,7	96,0	28,4	24,6	53,0
8,64	378	24,6	16,5	93,0	29,0	17,3	46,0
Опыт 1957 г.							
0,00	645	24,0	17,5	155,0	21,1	21,9	43,0
0,76	714	24,5	18,5	175,0	19,2	25,9	45,1
1,83	718	25,0	18,8	179,0	24,5	28,5	53,0
Опыт 1958 г.							
0,00	496	25,1	17,8	129,0	20,2	29,0	49,2
0,76	539	24,5	17,5	132,0	19,7	29,5	49,2
2,28	543	25,0	18,3	136,0	25,2	30,2	55,4

концу вегетации. Увеличение содержания хлора сопровождалось появлением на растениях, в конце вегетации, относительно большей массы листьев.

На основании результатов этих опытов нельзя считать, что хлор не принадлежит к числу необходимых для сахарной свеклы элементов корневого питания. Если хлор необходим для свеклы как микроэлемент, то следы его могли быть в применявшихся для приготовления питательной смеси солях и в окружавшем опытные растения воздухе. Несомненно то, что сахарная свекла положительно реагирует на хлор и без ущерба для урожая может переносить довольно большие концентрации его в корнеобитаемой среде.

Калий и натрий. Еще Хельригель (Hellriegel, 1893) показал, что степень обеспечения сахарной свеклы калием оказывает влияние не только на вес корня, но и на содержание сахара в нем. Дальнейшие опыты ряда авторов подтвердили это положение. При недостатке азота содержание сахара в корне сахарной свеклы обычно повышается, а при недостатке фосфора или калия — снижается. С увеличением недостатка калия содержание сахара падает (Krüger, Wimmer, 1927б).

Исключение калия из корнеобитаемой среды в любой период вегетации сахарной свеклы понижает урожай и качество корней (Демиденко и Епишева, 1950). Недостаток калия довольно быстро вызывает изменения во внешнем виде сахарной свеклы. Между боковыми жилками пластинок более старых листьев появляются светлые пятна, которые вскоре желтеют. Края листьев становятся коричневыми и часто загибаются вниз или вверх. Жилки листа и непосредственно прилегающие к ним части пластинки остаются зелеными. При дальнейшем росте сахарной свеклы в условиях недостатка калия усиливается отмирание листьев. Зеленая окраска листа переходит в коричневую без пожелтения, края листовых пластинок частично загибаются внутрь или наружу. Вновь появляющиеся листья имеют более вытянутую остроконечную форму (Roemer, Wimmer, 1907; Krüger, Wimmer, 1927б).

В вегетационном опыте на малогумусном выщелоченном черноземе увеличение дозы калия от 0 до 8,8 *г* K_2O, на фоне 2,0 *г* N и 2,5 *г* P_2O_5 на сосуд с 12 *кг* почвы, сопровождалось увеличением веса и сахаристости корня сахарной свеклы. Величина отношения между весом листьев и корня уменьшалась, продуктивность фотосинтеза, измеряемая количеством сухого вещества корня на 1 *г* сухой массы листьев, увеличивалась.

По данным Крюгера и Виммера (1927), увеличение дозы калия в удобрении способствует снижению величины транспирационного коэффициента сахарной свеклы.

Одностороннее увеличение дозы калия способствовало усилению его поступления в растение и повышению содержания этого элемента в сухом веществе корня и особенно надземной части сахарной свеклы. Повышенному накоплению калия в надземной части, с учетом отмерших листьев, сопутствовало увеличение содер-

жания в 100 частях сухого вещества суммы минеральных катионов и золы. Усиление калийного питания сахарной свеклы мало отражается на содержании золы в корне, но повышение содержания калия в корне указывает на то, что концентрация растворимой части золы в сухом веществе корня при этом должна увеличиваться. Наряду с этим следует отметить, что калий способствует уменьшению содержания в корне растворимого азота (Денисиевский, 1940), а также увеличению отношения C : N (табл. 146).

Таблица 146

Влияние нарастающих доз калия в удобрении на химический состав сахарной свеклы

Содержание K_2O на сосуд, г	Содержание в % на сухое вещество														
	золы углекислой	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	N	P_2O_5	SO_3	Cl	C	C:N	органических кислот	гемицеллюлоз	пектата Ca	сырой клетчатки
Надземная часть (живые и отмершие листья)															
0,0	17,8	1,93	1,93	3,92	1,83	2,10	1,18	1,43	0,70	36,2	17,2	11,1	5,13	6,12	12,4
2,2	19,7	3,04	1,40	4,47	1,84	1,83	0,96	1,48	2,07	34,7	18,9	12,1	4,76	7,72	12,1
6,6	24,6	6,86	1,25	3,64	2,76	1,85	0,66	1,76	2,11	33,7	18,2	12,8	4,53	12,30	11,1
8,8	25,5	7,78	1,09	3,88	2,65	1,75	0,43	1,78	2,23	33,2	19,0	13,0	4,10	13,90	11,0
Корень															
0,0	2,76	0,79	0,069	0,58	0,20	0,93	0,44	0,21	0,040	42,1	45,4	—	—	—	—
2,2	2,50	0,99	0,045	0,37	0,16	0,79	0,44	0,23	0,047	42,5	53,8	—	—	—	—
6,6	2,70	1,28	0,021	0,34	0,21	0,79	0,45	0,20	0,080	42,8	54,2	—	—	—	—
8,8	2,67	1,30	0,030	0,23	0,18	0,75	0,47	0,23	0,094	42,5	56,6	—	—	—	—

Условия калийного питания сахарной свеклы оказывают влияние и на состав клеточных стенок листа. При одностороннем повышении дозы калия в удобрении клеточные стенки листьев сахарной свеклы обогащаются пектиновыми веществами (табл. 146). Содержание пектиновых веществ увеличивается при расчете не только на 100 частей сухого вещества надземной части, но и на сумму таких компонентов клеточных стенок, как гемицеллюлозы, пектиновые вещества и клетчатка. Усиление азотного питания на фоне односторонне высокой дозы калия снижает содержание пектиновых веществ в листьях и, наоборот, усиление калийного питания, при односторонне высокой дозе азота, повышает процент пектиновых веществ в надземной части. Возможно, что отмеченные изменения в составе клеточных стенок листьев сахарной свеклы определяются не специфическим действием калия на образование пектиновых веществ, а каким-то косвенным влиянием этого катиона на направленность обмена веществ.

В сахарной свекле содержится довольно значительное количество натрия. Этот элемент не относят к числу необходимых и неза-

менимых для растений, но полезность его для сахарной свеклы можно считать установленной.

Результаты вегетационных опытов показали, что при умеренном обеспечении сахарной свеклы калием натрий оказывает положительное влияние на урожай (Briem, 1899; Шнейдевинд, 1933; Денисиевский, 1940; Scharrer, Schreiber, Kühn, 1953).

В опытах Крюгера (Krüger, 1914, цит. по Шнейдевинд, 1933) с сахарной свеклой, проводившихся в торфо-песчаных культурах, в одной серии вариантов с питательной смесью вносили разные дозы калия, от 0 до 4,23 *г* K_2O на сосуд без натрия, в другой серии — на фоне таких же доз калия вносили еще 2,79 *г* Na_2O на сосуд в виде NaCl. Без калия натрий не оказывал действия на урожай, а в вариантах с одновременным внесением калия в двух случаях способствовал довольно значительному увеличению веса и сахаристости корня (табл. 147). В полевых условиях внесение NaCl довольно часто повышает урожай и сахаристость свеклы. Многие авторы считают, что лучшее действие на сахарную свеклу сырых калийных туков по сравнению с концентрированными калийными солями и натронной селитры по сравнению с кальциевой селитрой обусловливается присутствием в них натрия (Денисиевский, 1940; Scheffer, 1946; Власюк, 1950; Прянишников, 1952).

Таблица 147

Влияние натрия на вес и сахаристость корней сахарной свеклы (по Krüger, 1914, цит. по Шнейдевинд, 1933)

Внесено K_2O, *г* на сосуд	Без Na_2O		Добавлено 2,79 *г* Na_2O	
	вес корня, *г*	содержание сахара в корне, %	вес корня, *г*	содержание сахара в корне, %
0,0	50	13,40	57	12,28
0,47	317	17,24	372	19,68
1,88	457	20,23	449	20,61
4,23	488	19,19	542	20,02

Натрий не может полностью заменить калий, но часть функций, выполняемых в растении калием, по-видимому, может принять на себя. Кроме того, натрий может оказывать полезное действие (косвенное и прямое) как усилитель калийного питания. Натрий способствует усвоению растением калия; при недостатке калия натрий может облегчать передвижение калия из прекративших рост частей растения к точкам роста. Наконец, натрий может освобождать калий из почвенного поглощающего комплекса и тем самым улучшать калийное питание растений (Scheffer, 1946; Прянишников, 1952).

Кальций и магний. В тканях сахарной свеклы и особенно в листовых органах значительная часть кальция находится в форме не растворимых в воде соединений (табл. 148).

Таблица 148

Содержание растворимых и нерастворимых соединений кальция и магния в листьях сахарной свеклы

Часть растения	Дата взятия проб	Содержание в % на сухое вещество					
		CaO				MgO	
		растворимая		нерастворимая	общее количество	растворимая в воде	общее количество
		в воде	в CH_3COOH				
Пластинки 15—17-го листьев . .	14/VII	0,17	0,69	1,62	2,48	1,79	2,09
Надземная часть	29/VIII	0,20	0,75	1,70	2,63	1,37	1,58
Надземная часть	11/IX	0,18	0,78	1,82	2,73	1,35	1,61

По потребности в кальции сахарная свекла занимает промежуточное место между хлебными злаками и бобовыми растениями. У хлебных злаков потребность в кальции относительно меньше, у бобовых — больше. Кальций имеет большое значение не только как необходимое для растений питательное вещество, но и как элемент, играющий большую роль в создании и поддержании хороших физических и других свойств почвы, обеспечивающих получение высоких урожаев сельскохозяйственных растений.

Кальций обладает сильным защитным действием против вредного влияния одно- и двухвалентных катионов H, K, Na, Mg и ионов трехвалентных металлов Al и Fe. В корнеобитаемой среде кальций должен находиться в известном соотношении с другими катионами (Прянишников, 1952). Ганстен-Кранер (Hansteen-Cranner, 1914, цит. по Baumeister, 1952) считал, что главная роль кальция заключается в его влиянии на поглощение питательных веществ корнями. Недостаток кальция резко угнетает развитие корневой системы. Достаточное количество кальция в питательной среде является одним из условий, необходимых для нормального развития растений при питании азотом в форме аммиачных солей (Прянишников, 1945).

Существенное значение имеет соотношение между Ca и Mg в питательной смеси. В водных и песчаных культурах сахарная свекла лучше всего развивается в тех случаях, когда соотношение между Ca и Mg в питательной смеси выражается величиной порядка 3 : 5 (Денисиевский, 1940).

В листьях сахарной свеклы значительно бóльшая часть магния находится в форме растворимых в воде соединений (табл. 148). При избыточном содержании соли магния могут оказывать на растение токсическое действие, которое можно предотвратить внесением кальция. Недостаток магния вызывает приостановку роста и своеобразный хлороз: листья становятся пестрыми, участки между жилками листьев бледнеют, а жилки сохраняют зеленую окраску (Прянишников, 1952). В некоторых случаях внесение магния с удо-

брениями оказывает положительное влияние на сахаристость корней сахарной свеклы (Рождественский и Левицкая, 1934; Денисиевский, 1940).

Микроэлементы. При внесении в почву тех или иных удобрений обычно принимается во внимание содержание в них таких питательных веществ, как азот, фосфор, калий и иногда кальций. Других необходимых для жизни растений питательных веществ мы не вносили в виде каких-либо отдельных туков, предполагая, что они в достаточном количестве содержатся в почве или являются сопутствующей составной частью применяемых в практике удобрений. Но в отдельных случаях может иметь практическое значение и удобрение питательными веществами, не относящимися к вышеуказанной группе четырех элементов корневого питания.

В золе листьев и корней сахарной свеклы кроме фосфора, серы, хлора, калия, натрия, кальция и магния содержатся железо, кремний и в небольших количествах марганец, цинк, бор, медь, молибден, литий, цезий и другие элементы. Установлено, что для нормального роста и развития растений кроме десяти классических элементов воздушного и корневого питания (углерода, кислорода, водорода, азота, фосфора, серы, калия, кальция, магния и железа) необходим и ряд микроэлементов — бор, марганец, цинк, медь и др.

Представление о содержании бора, марганца, меди и цинка в сахарной свекле дают данные, приведенные в работе М. В. Каталымова (1955) для урожая 280 *ц* корней и 100 *ц* ботвы с 1 *га*. При таком урожае вынос с одного гектара составляет 162 *г* бора, 592 *г* марганца, 53 *г* меди и 188 *г* цинка. По данным Бюхера (Bücher, 1958), урожай 580—590 *ц* корней и около 600 *ц* ботвы сахарной свеклы уносит из почвы 366—475 *г* бора с 1 *га*.

В опыте М. В. Каталымова на мощном черноземе в 1 *кг* сухого вещества ботвы и корней содержание (в миллиграммах) микроэлементов было:

	Ботва	Корни
Бор	35,0	17,3
Марганец	180,0	50,0
Медь	6,9	6,5
Цинк	50,0	17,5

Для наших районов свеклосеяния, в которых свекла выращивается для переработки на сахарных заводах, пока можно говорить о практическом значении удобрения такими микроэлементами, как бор и марганец.

Недостаток бора вызывает у сахарной свеклы заболевание, известное под названием гнили сердечка или сухой гнили. При этой болезни отмирают точки роста и зачатки самых молодых листьев, образующих так называемое сердечко. Молодые листочки закручиваются, черешки, а затем жилки буреют или чернеют, листочки вянут и отмирают. Завядание и отмирание распространяется от внутренней к наружной части розетки листьев. Наружные листья желтеют или покрываются пятнами, напоминающими ржавчину,

вянут и тоже отмирают. Из пазух отмерших листьев вырастает большое количество маленьких искривленных листьев, которые могут подвергаться такому же заболеванию и отмирать. Позже начинают разрушаться ткани корня — сначала около шейки, а затем глубже. Загнивающая ткань корня становится сухой, крошится, поэтому и заболевание называют сухой гнилью (Белоусов, 1936; Школьник, 1950; Магницкий, 1960).

Потребность в боре молодых растений сахарной свеклы небольшая, а чувствительность к его избытку в этом возрасте высокая. Относительно много бора требует сахарная свекла в возрасте примерно от 14-й до 13-й недели после посева. В связи с этим возникают некоторые затруднения в равномерном, оптимальном обеспечении сахарной свеклы бором в течение вегетации (Amberger, Frömel, 1957; Bücher, 1958).

При недостатке бора снижаются вес и сахаристость корня сахарной свеклы и повышается содержание в нем растворимых форм азота (Amberger, Frömel, 1957). Заболевание сахарной свеклы от недостатка бора у нас встречается в прибалтийских республиках и в некоторых других районах свеклосеяния (Школьник, 1950).

Отрицательное влияние на урожай может сказаться при таком количестве усвояемого микроэлемента в корнеобитаемом слое почвы, которое еще не вызывает появления на растениях внешних признаков его недостатка, но дополнительное внесение этого микроэлемента в почву дает прибавку или улучшение качества урожая. Результаты многолетних опытов П. А. Власюка и его сотрудников показали, что на разных почвах наших районов свеклосеяния внесение под сахарную свеклу марганцевых удобрений оказывает положительное влияние на урожай и сахаристость корней (Власюк, 1948, 1950).

Есть данные о положительном влиянии меди и бора на урожай и сахаристость корней сахарной свеклы на торфяных почвах района деятельности Коссовской болотной опытной станции в БССР (Лашкевич, 1955).

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СМЕСИ ДЛЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

В состав питательной смеси должны входить все необходимые для жизнедеятельности растения элементы корневого питания в такой форме и комбинации, которые обеспечивают нормальное развитие данного растительного организма. Растворы, отвечающие этим требованиям, называют физиологически уравновешенными. Опыт показывает, что в питательных смесях соотношение между отдельными ионами может значительно колебаться без ущерба для нормального роста и развития растений, но существует и некоторый предел. Резкое нарушение соотношения между теми или иными ионами может сильно повредить растениям.

В СССР для вегетационных опытов с сахарной свеклой в песчаных культурах чаще всего применяют смесь М. А. Белоусова и

смесь ВНИС. В смеси М. А. Белоусова на 16 *кг* чистого песка вносят следующие соли (высчитано по Соколову, Ахромейко и Панфилову, 1938): Ca $(NO_3)_2$ — 17,80 *г*, KH_2PO_4 — 1,92 *г*, K_2HPO_4 — 2,24 *г*, KCl — 5,90 *г*, NaCl — 1,60 *г*, $MgSO_4$ — 0,86 *г*, $MnSO_4$ — 0,08 *г*, H_3BO_3 — 0,08 *г*, $FeCl_3 \cdot 6H_2O$ — 0,16 *г*.

В смеси ВНИС на 16 *кг* песка вносится: $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ — 18,38 *г*, K_2HPO_4 — 4,8 *г*, KCl — 1,6 *г*, KNO_3 — 3,0 *г*, $Fe_2(SO_4)_3$—1,2 *г*, H_3BO_3 — 0,045 *г*, $MnSO_4 \cdot 5H_2O$ — 0,24 *г*, $Al_3(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$ — 0,1 *г*, $NaNO_3$ — 4,91 *г*, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 8,1 *г*, $CaCO_3$ — 6,0 *г*.

С этим количеством солей в смеси ВНИС вносится 3,41 *г* азота, 1,96 *г* P_2O_5, 3,35 *г* SO_3, 0,76 *г* Cl, 5,0 *г* K_2O, 1,79 *г* Na_2O, 7,73 *г* CaO, 1,32 *г* MgO и 0,334 *г* Fe.

По весу и сахаристости корня сахарной свеклы, выращиваемой в песчаных культурах, смесь ВНИС оказалась эффективнее смесей Белоусова, Малюшицкого, Зоммер-Липмана, Толенса (табл. 149). Исключение из смеси ВНИС бора, марганца или алюминия снижает вес корня и особенно его сахаристость. В этой смеси соотношение K : Na : Ca : Mg=5,6 : 2 : 4 : 1. Отклонение от этого соотношения снижает урожай свеклы (Денисиевский, 1940).

Таблица 149

Эффективность питательных смесей для песчаных культур сахарной свеклы

Смеси	Средний вес		Содержание сахара в корне, %
	корня, *г*	ботвы, *г*	
ВНИС	600	190	19,2
Белоусова	347	96	20,4
Малющицкого	323	201	16,0
Зоммер—Липмана	316	56	19,3
Толенса	287	130	19,2

В смеси ВНИС на 1 *л* дистиллированной воды берут следующее количество солей: $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ — 1,18 *г*, $NaNO_3$—0,50 *г*, K_2HPO_4—0,50 *г*, KCl—0,20 *г*, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$—0,61 *г*, $MnSO_4 \cdot 5H_2O$—0,004 *г*, H_3BO_3 — 0,005 *г*, $CaCO_3$ — 1,000 *г*, $Fe_2(SO_4)_3$ — 0,300 *г*.

Это испытание проводилось в шестилитровых сосудах. В шестнадцатилитровых сосудах на смеси ВНИС можно выращивать сахарную свеклу с весом корня до 700 *г* (Денисиевский, 1940).

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КОРНЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Корень сахарной свеклы содержит в среднем около 75% воды и около 25% сухого вещества, в состав которого входит 17,5% сахара и 7,5% несахаров. Эти 7,5% несахаров составляют 5% не растворимых в воде несахаров, которые принято называть мякотью, и 2,5% растворимых несахаров (Силин, 1958). Мякоть состоит глав-

ным образом из компонентов клеточных стенок и небольшого количества других, не растворимых в воде веществ. Представление о составе мякоти дают следующие средние величины содержания отдельных компонентов: пектиновых веществ — 2,4%, гемицеллюлоз — 1,1%, клетчатки — 1,2%, белков — 0,11%, сапонина — 0,1% и золы — 0,1% по весу корня или 48% пектиновых веществ, 22% гемицеллюлоз, 24% клетчатки, 2% белков, 2% сапонина и 2% золы по весу мякоти.

В течение вегетации изменяется не только содержание мякоти в корне сахарной свеклы, но и ее состав. Содержание пектиновых веществ увеличивается, а трудно гидролизующихся полисахаридов— уменьшается (Нахманович, 1940). Имеются указания на то, что в засушливые годы содержание мякоти в свекле увеличивается. В деревянистой и в склонной к цветению свекле содержание мякоти обычно несколько выше, чем в нормальной. Часто, но не всегда, свекла сортов сахаристого направления отличается от свеклы сортов урожайного направления несколько более высоким содержанием мякоти в сырой массе корня. Но строгой зависимости между сахаристостью корня и содержанием в нем мякоти не установлено (Schnell, 1909; Skärblom, 1910; Максимович, Бахир, Оканенко, 1957).

В состав растворимых несахаров входит 2,0% органических несахаров и 0,5% золы на сырую массу корня, или в 100 частях суммы растворимых несахаров содержится около 80% органических и 20% неорганических несахаров. Органические несахара можно разделить на две группы: азотистые вещества — 1,1% и безазотистые органические несахара — 0,9%. Растворимые азотистые несахара можно рассматривать как состоящие примерно из 0,6% белков и 0,5% небелковых азотистых веществ по весу корня.

Углеводы. В состав углеводного комплекса корней сахарной свеклы входят в свободном состоянии глюкоза, фруктоза, сахароза, раффиноза и в связанном виде — галактоза и арабиноза. Б. А. Рубин (1938) указывает на наличие в корне сахарной свеклы еще одного сахара — мальтозы. Из высокополимерных сахаров в корне содержатся гемицеллюлозы, целлюлоза и незначительное количество крахмала. Количество глюкозы и фруктозы в корнях нормальной, вызревшей свеклы обычно невелико. Содержание раффинозы колеблется в пределах 0,01—0,03%, по весу корня, но в патоке она может накапливаться в значительном количестве, иногда до 1%.

Содержание сахарозы в сырой массе корня сахарной свеклы к концу вегетации зависит от сортовых свойств растений и особенно от условий произрастания. Обычно эта величина колеблется в пределах от 14 до 21%. В некоторых случаях встречается и более высокая сахаристость корней — до 23—24%, очень редко попадаются корни, содержащие 25—26% сахара. Содержание сахара в сухом веществе корня обычно выражается величиной от 65 до 76%, но чаще всего бывает от 69 до 76%.

Результаты многолетних анализов сахарной свеклы, выращен-

ной при разных условиях корневого питания и в разных почвенно-климатических условиях, показали, что к концу вегетации различия в сахаристости свеклы, исчисляемые в процентах сахара на сырой вес корня, чаще всего обусловливаются разной степенью оводнения тканей корня. Реже различия в сахаристости корней зависят не только от оводненности корня, но и от содержания сахара в сухом веществе (Максимович, Бахир, Оканенко, 1957).

Обычно у вызревшей сахарной свеклы корни с более высокой концентрацией сахара в сырой массе содержат относительно мало воды, и наоборот. Особого внимания заслуживает то, что более высокое содержание сахара в корнях сортов сахаристого направления обусловливается главным образом меньшим оводнением. Что касается концентрации сахара в сухом веществе корней, то у сортов сахаристого направления она может быть несколько ниже, чем у сортов урожайного направления.

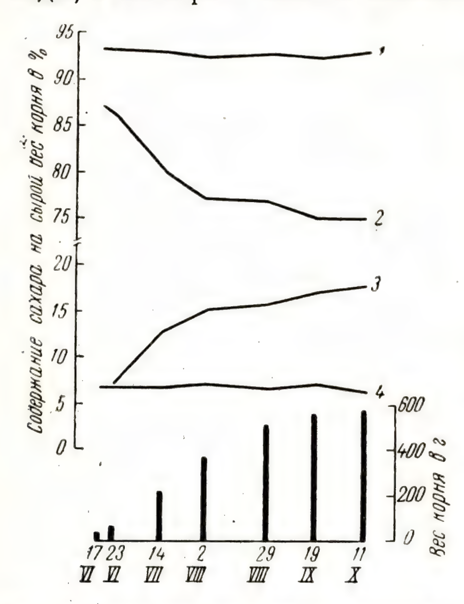


Рис. 70. Изменение содержания сахара и воды в корне сахарной свеклы в течение вегетации:

1 — сумма воды и сахаров; *2* — вода; *3*—сахара; *4* — несахара

Понятно, что процесс сахаронакопления в корне сахарной свеклы зависит не только от степени оводнения его тканей. Содержание сахара, выраженное в процентах от сырой массы корня, представляет относительную величину и определяется абсолютным количеством сахара и сырой массы в корне. Главным в количественном отношении компонентом сырой массы корня является вода (около 75%). Сахар — главная составная часть сухого вещества корня (около 72%). В сырой массе корня на воду и сахар в сумме приходится около 92%. В течение вегетации эти два показателя претерпевают наибольшие количественные изменения. Изменение содержания сахара в сырой массе корня сахарной свеклы в течение вегетации идет в направлении, противоположном изменению оводненности корня: содержание сахара увеличивается, а содержание воды уменьшается. Количественные изменения процентного содержания суммы несахаров в сырой массе корня значительно меньше, чем изменения в содержании воды и сахара (рис. 70). Вполне понятно, что при сравнительно небольших изменениях концентрации несахаров мало изменяется и величина суммы воды и сахара, на долю которых приходится больше 90% сырой массы корня.

Степень оводнения тканей корня играет большую роль в процессе накопления абсолютного количества сахара в корне, но она является только одним из факторов, обусловливающих ту или иную интенсивность этого процесса. В количественном выражении процентного содержания сахара в сырой массе корня (но не процесса сахаронакопления как такового) ведущая роль принадлежит степени оводнения его тканей.

Снижение содержания воды в корне сахарной свеклы в течение вегетации является результатом сложных физиолого-биохимических изменений в тканях вегетирующего растения, обусловливающих постепенное уменьшение водопоглощающей и водоудерживающей способности корня. При этом, по-видимому, существенную роль играют также физико- и коллоидно-химические свойства клеток. Скорость этих изменений в процессе вызревания сахарной свеклы зависит от характера сочетания отдельных факторов всего комплекса внешней среды. В этом комплексе большое значение имеют не только условия обеспеченности растений водой и элементами корневого питания, но и такие факторы, как длина и температурный режим вегетационного периода, условия инсоляции и относительной влажности воздуха.

Пектиновые вещества. Содержание пектиновых веществ в корне сахарной свеклы достигает 2,0—2,5% от веса корня (Нахманович, 1940; Силин, 1958). В корнях молодых растений сахарной свеклы заметная часть пектиновых веществ находится в растворимой форме; в течение вегетации содержание растворимых пектиновых веществ постепенно уменьшается.

В созревших корнях сахарной свеклы более 90% пектиновых веществ представлено не растворимыми в холодной воде формами пектинового комплекса, которые отложены на клеточных стенках и образуют срединные пластинки. Нерастворимые пектиновые вещества связывают между собой стенки отдельных клеток. Они представляют собой гидрофильные коллоиды и играют большую роль в создании упругой, плотной консистенции корня сахарной свеклы и в удержании клеточными оболочками значительного количества воды в связанном состоянии. Это оказывает положительное влияние на устойчивость корней против неблагоприятных условий внешней среды в течение вегетации и в процессе хранения.

Небольшая часть от общего количества пектиновых веществ (по Силину, 1945, около 4%) содержится в клеточном соке в виде растворимой формы пектинового комплекса.

В соке, отжатом из мязги корней вызревшей свеклы, содержится небольшое количество пектиновых веществ, а в диффузионном соке их значительно больше. При обработке горячей водой нерастворимые пектиновые вещества постепенно переходят в растворимую форму. Количество пектиновых веществ, переходящих в диффузионный сок, зависит от степени зрелости и условий хранения свеклы. Диффузионный сок из незрелой свеклы гораздо богаче пектиновыми веществами. Поражение корней микроорганизмами в про-

цессе хранения способствует повышению растворимости пектиновых веществ. Способность нерастворимых пектиновых веществ в той или иной степени переходить в растворимую форму имеет значение при переработке сахарной свеклы на заводе. Наличие в диффузионном соке значительного количества пектиновых веществ может затруднять работу фильтрпрессов.

Сапонины. Сапонины представляют собой еще мало исследованные глюкозиды, обладающие способностью пениться.

В последние годы серьезное исследование содержания сапонина в сахарной свекле в зависимости от возраста растений, сорта и удобрения проведено Людеке и Фейерабенд (Lüdecke, Feyerabend, 1956). В одной серии трехлетних опытов содержание сапонина в сырой массе тканей взрослых растений сахарной свеклы выражалось величинами 0,131—0,148% для корней и 0,075—0,092% для ботвы. В другой серии четырехлетних опытов — 0,174—0,402% для корней и 0,129—0,251% для ботвы.

По мере роста растений концентрация сапонина в сырой массе ботвы и корня увеличивается. Содержание сапонина в ботве и корнях у сортов сахаристого направления выше, чем у сортов урожайного направления. Концентрация сапонина в сырой массе корня кормовой свеклы значительно ниже концентрации его в корнях сахарной свеклы. Снижению содержания сахара в корнях при высоких дозах азота в удобрении сопутствует и уменьшение содержания сапонина. Фосфорные и калийные удобрения не оказывают влияния на содержание сапонина в свекле. При погодных условиях, благоприятствующих высокой сахаристости свеклы, наблюдается и более высокое содержание сапонина в корнях. Людеке и Фейерабенд считают, что у сахарной свеклы образование сапонина находится в какой-то связи с образованием сахара.

Органические кислоты. В наших опытах содержание суммы органических кислот в сухом веществе корней сахарной свеклы колебалось от 0,99 до 1,33%. Кислотный комплекс корней слагается главным образом щавелевой, яблочной и лимонной кислотами. В молодых растениях сахарной свеклы найдено незначительное количество глиоксилевой кислоты. Из осадка дефекованного сока выделены адипиновая и гликолевая кислоты. В свекловичных продуктах и в накипи выпарных аппаратов найдена малоновая кислота. При переработке незрелой сахарной свеклы в фильтрпрессной грязи обнаружена янтарная кислота, в накипи выпарных аппаратов — глютаровая и трикарбаллиловая кислоты (Нахманович, 1940).

Азотистые вещества. В свеклосахарном производстве азот корней свеклы принято делить на белковый, амидо-аммиачный и вредный. В процессе переработки сахарной свеклы из соков удаляют белковый, аммиачный и амидный азот. Остальные формы азота, определяемые по разности между общим и суммой белкового и амидо-аммиачного азота свеклы, относят к вредным (Силин, 1958). В группу вредных азотистых соединений входят аминокислоты, бе-

таин, пуриновые и пиримидиновые основания, нитраты и др. Около 90% вредного азота свеклы переходит в последнюю кормовую патоку (Нахманович, 1940).

В опытах И. Е. Душского, И. Б. Минца и Г. Павленко содержание общего азота в свекле колебалось от 0,126 до 0,348% по весу корней, белкового — от 0,073 до 0,178%, амидо-аммиачного — от 0,007 до 0,0336% и вредного — от 0,0462 до 0,137%. В опытах Г. Ляско содержание общего азота в свекле выражалось величиной от 0,171 до 0,206% по весу корней, белкового — от 0,099 до 0,112%, амидо-аммиачного — от 0,011 до 0,0209% и вредного — от 0,0586 до 0,075% (цит. по Нахмановичу, 1940).

Для представления о содержании различных форм азота в корнях сахарной свеклы П. М. Силин (1958) приводит следующие величины: для общего азота — 0,200% по весу свеклы, белкового — 0,115%, аммиачного — 0,005%, амидного — 0,015%, бетаинного — 0,020%, нитратного — 0,002%, пуриновых оснований — 0,001%, аминокислотного и прочего азота — 0,042%.

По данным А. В. Благовещенского и Р. В. Фениксовой (1931), в нормальном соке корней сахарной свеклы содержится общего азота 0,2230% по весу сока, белкового — 0,0673%, азота альбумоз и пептонов — 0,0036%, азота гексоновых оснований — 0,0146%, азота бетаина — 0,0100%, азота моноаминокислот — 0,1219% и остаточного азота — 0,0063%.

Качественный состав аминокислотного комплекса сахарной свеклы мы рассматривали в разделе о динамике содержания в свекле азотистых веществ (стр. 347). Установлено наличие в нормальном соке корней сахарной свеклы ряда пуриновых и пиримидиновых оснований и нуклеозидов. Из производных пурина найдены аденин, гуанин, гипоксантин, ксантин и 7-метилксантин, из пиримидиновых оснований — урацил и цитозин и из нуклеозидов — гуанозин, уридин, тимидин и цитидин (Stark, Jaouni, Bailey, 1956). В состав лецитинов, играющих важную роль в структуре протоплазмы, входит азотистое основание холин.

Жиры и жироподобные вещества (липоиды). Содержание жира в свекле выражается величиной порядка 0,13—0,21% на сырой вес или 0,55—0,77% на сухой вес корня (Нахманович, 1940). Из жирных кислот в свекле обнаружены олеиновая, эруковая и пальмитиновая. Фосфатиды в сахарной свекле представлены лецитином.

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА КАЧЕСТВО САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Среди факторов внешней среды, оказывающих влияние на урожай и качество сахарной свеклы, существенное значение имеют не только степень обеспечения растений водой и элементами корневого питания, но и колебания по годам продолжительности и температурного режима вегетационного периода, условий инсоляции и

относительной влажности воздуха. Это подтверждают результаты 22-летнего вегетационного опыта Бернбургской опытной станции (Krüger, Wimmer, 1927a).

При одинаковых длине и температурном режиме вегетационного периода, инсоляции и увлажнении вес и химический состав корня сахарной свеклы могут сильно изменяться в зависимости от свойств корнеобитаемой среды. Для иллюстрации этого можно привести результаты вегетационного опыта Ивановской опытно-селекционной станции (Товарницкий и Максимович, 1930), в котором свекла выращивалась на разных почвах на фоне одинакового увлажнения и удобрения (табл. 150).

Таблица 150

Влияние типа почвы на вес и химический состав корня сахарной свеклы (по Товарницкому и Максимовичу, 1930)

Опыт на почве, полученной от опытных станций	Содержание гумуса в почве, %	Вес корня, *г*	Содержание на сырой вес корня, %		Содержание на сухое вещество корня, %				
					азота				
			сухого вещества	сахара	общего	белкового	аммиачного и амидного	вредного	золы
Ивановской . . .	5	713	27,8	20,5	0,673	0,344	0,134	0,195	2,9
Безенчукской . .	6	579	28,2	19,4	0,986	0,439	0,186	0,361	2,8
Мироновской . . .	5	577	27,1	19,4	0,817	0,410	0,193	0,214	2,2
Рамонской	6	483	28,8	20,3	0,880	0,488	0,168	0,224	2,6
Одесской	4	462	27,9	19,4	0,833	0,405	0,182	0,246	2,9
Макиевской . . .	—	422	27,5	19,6	1,052	0,469	0,238	0,345	2,0
Полтавской . . .	3	422	29,2	20,5	0,899	0,508	0,140	0,251	2,3
Радомысльской . .	1	240	28,0	18,7	1,204	0,511	0,256	0,437	2,7

В условиях вегетационного опыта уменьшение влажности почвы на фоне одинакового удобрения обычно способствует снижению веса корня сахарной свеклы и, довольно часто, повышению содержания сахара в сырой массе, снижению процента сахара в сухом веществе корня и повышению содержания в нем азота (табл. 151). И в полевых условиях в сухие годы корни сахарной свеклы обычно имеют повышенное содержание азота, особенно небелкового, и золы (Andrlik, 1906—1907; Sommer, 1960; Wöhlert, 1960).

По данным Стеглика (Stehlik, 1960), средний за 1935—1952 гг. вес корня сахарной свеклы был 444 *г* с 18,91% сахара, в благоприятный 1949 г. — 506 *г* с 19,85% сахара и в засушливый 1947 г. — 146 *г* с 17,93% сахара. Выход сахара, высчитанный по формуле Людеке, выражался величинами: средней за 1935—1952 гг. — 16,44%, в 1949 г. — 17,67% и в засушливый 1947 г. — 14,47% по весу свеклы. В засушливый 1947 г. выход сахара снизился по сравнению со средним за 18 лет не только за счет меньшей сахаристости корней, но и за счет увеличения потери сахара в патоке, обусловленной по-

Таблица 151

Влияние влажности почвы на вес и химический состав корня сахарной свеклы

Влажность почвы в % от полной влагоемкости	Вес корня одного растения, *г*	Содержание на сырой вес корня, %		Содержание на сухое вещество корня, %		
		сухого вещества	сахара	сахара	азота общего	K_2O
Мощный малогумусный выщелоченный чернозем						
60	590	25,1	18,3	73,0	0,695	0,950
45	531	25,9	18,7	72,4	0,740	0,983
30	409	27,2	19,2	70,8	0,992	0,920
Серая лесная оподзоленная почва						
60	880	24,3	17,5	72,2	0,827	1,174
30	626	26,2	18,2	69,5	1,030	1,180

вышенным содержанием в корнях вредного азота и растворимой золы.

За последние годы в СССР разработаны такие способы возделывания сахарной свеклы, как выращивание ее при квадратно-гнездовом и квадратном размещении растений. При величине междурядий 44,5 *см* расчетная густота насаждения для обычно применявшейся прорывки растений на 18—20 *см* должна быть около 125 000, для прорывки на 45 *см*, т. е. для квадратного размещения, — около 50 000 и для прорывки на 45 *см*, но с оставлением в гнезде двух растений, т. е. для квадратно-гнездового размещения,— около 101 000 растений на 1 *га*. Следовательно, эти способы размещения связаны с тем или иным увеличением площади питания сахарной свеклы.

Результаты сравнительного изучения обычного и новых способов размещения сахарной свеклы в 3—5-летних опытах, проводившихся на 10 опытно-селекционных станциях ВНИС, показали, что при новых способах размещения растений довольно часто наблюдается то или иное снижение сахаристости корней. Так, при квадратно-гнездовом размещении, с оставлением в гнезде двух растений, сахаристость корней на шести опытных станциях снижалась на 0,4—0,6% (абсолютных). При квадратном размещении сахаристость корней на девяти опытных станциях снижалась на 0,6—1,4% (Варшавский, 1959).

Увеличение площади питания сахарной свеклы вызывает снижение сахаристости корней и в некоторых условиях сопровождается повышением содержания в них вредного азота и золы (Шелехов и Севастьянов, 1937; Варшавский, 1954; Каштанова, 1960). Стеглик (1960) иллюстрирует влияние качества сахарной свеклы, выращенной на расширенной площади питания, на выход сахара по весу сырья (табл. 152). Результаты вычисления выхода сахара, произ-

Таблица 152

Влияние площади питания сахарной свеклы на ее качество (по Stehlik, 1960)

Площадь питания, *см*	Средний вес корня, *г*	Содержание на сырой вес корня, %			
		сахара	растворимой золы	вредного азота	выход сахара по Людеке
25×5	625	19,91	0,36	0,017	17,69
35×25	1225	20,07	0,38	0,027	17,49
50×50	2500	19,18	0,47	0,033	16,01

веденного Стегликом по формуле Людеке, показывают, что при переработке сахарной свеклы с расширенных площадей питания заметное снижение выхода сахара, по весу сырья, может происходить не только за счет уменьшения сахаристости корней, но и за счет увеличения потерь сахара в патоке. Последние могут быть обусловлены той или иной степенью накопления в свекле небелкового азота и растворимой золы.

Для предотвращения снижения сахаристости сахарной свеклы и повышения содержания в корне вредных несахаров при выращивании растений в условиях расширенных площадей питания следует идти по пути изменения условий корневого питания. В первую очередь внимание должно быть направлено на устранение отрицательного влияния одностороннего усиления азотного питания.

В последнее время получены данные, свидетельствующие о том, что снижение сахаристости корней сахарной свеклы при квадратном и квадратно-гнездовом размещении растений можно уменьшить и даже полностью предотвратить изменением принятого соотношения питательных веществ во вносимом под эту культуру удобрении. Изменение рекомендуется производить за счет увеличения доз фосфора и калия или одного из них, а в некоторых случаях даже за счет уменьшения количества азота (Варшавский, 1954).

Современные сорта сахарной свеклы отличаются от старых сортов, выведенных до 80-х годов прошлого века, не только более высокой сахаристостью, но и значительно меньшим содержанием золы в корне. Современные сорта сахарной свеклы выдерживают довольно высокие дозы удобрений, не ухудшая качества корней. Старые сорта отзывались на такие дозы удобрений значительным снижением качества корней (Шнейдевинд, 1933). Возможно, что и теперь селекционерам удастся вывести высокопродуктивные сорта сахарной свеклы, которые не будут реагировать на увеличение площади питания снижением сахаристости корней и повышением содержания в них вредных несахаров.

КОРМОВАЯ ЦЕННОСТЬ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ И ОТХОДОВ СВЕКЛОСАХАРНОГО ПРОИЗВОДСТВА

Сахарная свекла, выращиваемая для заводской переработки на сахар, дает значительное количество ценного питательного корма для животных. На корм используются ботва и такие отходы произ-

водства, как жом и та или иная часть кормовой патоки. В последние годы в СССР значительно расширяются посевы сахарной свеклы в качестве кормовой культуры, при этом на корм скоту используют не только ботву, но и корни.

По материалам пробных участков сырьевой зоны сахарной промышленности отношение веса ботвы к весу корня на 20/IX в среднем за 11 лет выражается величиной 0,7 (Фридман, Лысенко, Селюк, 1959). Следовательно, при урожае корней сахарной свеклы порядка 250—300 *ц/га* получается около 175—210 *ц/га* ботвы. На заводе из 100 *ц* корней сахарной свеклы получают 12—17 *ц* сахара, 90 *ц* свежего жома и 4—5 *ц* кормовой патоки. Исходя из этих данных и кормовой ценности сахарной свеклы и отходов свеклосахарного производства (табл. 153), можно высчитать количество переваримого белка и кормовых единиц, которое дает гектар посева сахарной свеклы при урожае корней 250—300 *ц*.

Таблица 153

Кормовая ценность сахарной свеклы и отходов свеклосахарного производства (по Попову, 1957)

Наименование	Содержание в 100 *кг*	
	переваримого белка, %	кормовых единиц
Корни	0,6	25,7
Ботва	1,5	22,8
Жом свежий	0,3	8,0
Кормовая патока	—	77,0

Расчеты (табл. 154) показывают, что при таком урожае (250—300 *ц/га*) гектар посева сахарной свеклы для переработки на заводе дает 328—391 *кг* переваримого белка и 6670—8000 кормовых единиц. Если считать, что в 100 *кг* клеверного сена содержится 5,5 *кг* переваримого белка и 51,7 кормовых единиц (Попов, 1957а), то по количеству переваримого белка с гектара это соответствует 60—70 *ц*, а по сбору кормовых единиц 129—154 *ц* клеверного сена. В кормовых посевах сахарной свеклы сбор переваримого белка в урожае 410—490 *кг* соответствует содержанию его в 75—89 *ц* клеверного сена, а количество кормовых единиц (10 425—12 510) примерно такое же, как в 200—240 *ц* клеверного сена.

Кормовая ценность урожая сахарной свеклы выше, чем кормовая ценность урожаев таких корнеплодов, как кормовая свекла, турнепс, кормовая морковь (Рубин, Любарская, Гулидова, 1960).

Для иллюстрации химического состава свежей ботвы сахарной свеклы можно привести данные табл. 155 И. И. Синягина, Е. М. Васильевой и Н. П. Морозовой (1951), Бруне (Brune, 1956), Потта и Кельнера (Pott, Kellner, цит. по Scheunert, 1926).

Свежая ботва сахарной свеклы — хороший корм, содержащий

Таблица 154

Кормовая ценность урожая с 1 *га* посева сахарной свеклы

Сырье	Сбор или выход, в *ц/га*		Количество кормовых единиц
	массы	переваримого белка	
Посев свеклы для переработки на заводе			
Ботва	175—210	2,6—3,1	4 000—4 800
Жом свежий	225—270	0,68—0,81	1 800—2 160
Кормовая патока	11,3—13,5	—	870—1 040
Итого с 1 *га* посева	—	3,28—3,91	6 670—8 000
Посев для кормовых целей			
Ботва	175—210	2,6—3,1	4 000—4 800
Корни	225—300	1,5—1,8	6 425—7 710
Итого с 1 *га* посева	—	4,1—4,9	10 425—12 510

около 15 *мг/кг* каротина. По кормовой ценности чистая ботва сахарной свеклы приближается к летнему зеленому корму (Lüdecke, 1953). Сухое вещество ботвы богато протеином, безазотистыми экстрактивными веществами и характеризуется высокой переваримостью — до 80—90% (Попов, 1957а).

И. С. Попов (1957) относит к жизненно необходимым или незаменимым аминокислотам лизин, триптофан, гистидин, лейцин, изолейцин, фенилаланин, треонин, метионин, валин и аргинин. К. Неринг (1959) незаменимыми аминокислотами считает только первые 9, а аргинин вместе с тирозином и цистином относит к полузаменимым. Наличие всех этих аминокислот, за исключением триптофана, в белках сока листьев и корней сахарной свеклы установлено методом распределительной хроматографии на бумаге Зоммером (Sommer, 1960) и другими авторами. В отношении триптофана Зом-

Таблица 155

Химический состав свежей ботвы сахарной свеклы

Авторы	Содержание в % на сырой вес					
	сухого вещества	сырого протеина	сырого жира	безазотистых экстрактивных веществ	сырой клетчатки	золы
Синягин	12,1	2,4	—	5,9	1,8	—
Потт	14,0	2,5	0,40	6,4	1,7	3,0
Кельнер	16,5	2,3	0,40	7,4	1,6	4,8
Бруне	15,7	2,2	0,18	9,4	1,6	—

мер указывает, что в гидролизате белков он иногда обнаруживал следы триптофана.

Одну из особенностей обмена веществ сахарной свеклы составляет накопление в листьях значительного количества органических кислот. В наших полевых опытах в сухом веществе надземной части сахарной свеклы в конце вегетации было около 7,7%, а в вегетационных опытах, в которых надземная часть анализировалась с отмершими листьями, — до 10—12,4% суммы органических кислот. 68—80% кислотного комплекса надземной части представлено щавелевой кислотой. Из общего количества щавелевой кислоты листьев сахарной свеклы 65—73% приходится на долю воднорастворимых оксалатов и 27—35% — на долю оксалата кальция.

Содержание щавелевой кислоты в ботве сахарной свеклы подвержено значительным колебаниям в зависимости от условий произрастания растений. В сухом веществе ботвы количество щавелевой кислоты в опытах Деку, Вандерварена и Симона (Decoux, Vanderwaeren, Simon, 1938) выражалось величинами 2,44—6,26%, в опытах Ростеля и Волерта (Röstel, Wöhlert, 1960) — 4,21—4,83%, Бруне (Brune, 1956) — 1,7—2,9%. Карленс (Carlens, цит. по Lüdecke, Feyerabend, 1956) указывает, что в ботве сахарной свеклы содержится примерно в 10 раз больше щавелевой кислоты, чем в других зеленых кормах.

Растворимые оксалаты оказывают отрицательное влияние на всасывание кальция в животном организме. В пищевом тракте животного растворимые соединения щавелевой кислоты могут реагировать с несвязанным щавелевой кислотой кальцием корма и образовывать оксалат кальция. Это мешает усвоению кальция организмом. При питании только кормами, содержащими значительное количество растворимых оксалатов, могут быть затронуты и кальциевые резервы животного организма. Вредное влияние щавелевой кислоты на животный организм может быть предотвращено добавлением к ботве мела (Lüdecke, 1953). Скармливание животным грязной ботвы может вызвать расстройство пищеварения, понос. Поэтому сильно загрязненную ботву рекомендуют перед скармливанием мыть.

В свежем виде животным дают только небольшую часть урожая ботвы, бо́льшую часть приходится консервировать путем высушивания или силосования. Высушивание ботвы — наилучший способ консервирования. Потери питательных веществ в процессе сушки ботвы меньше, чем при силосовании. Высушенная ботва богата белками и может неограниченно долго храниться.

Ботва сахарной свеклы является хорошим материалом для силосования, так как содержит значительное количество легко сбраживаемых углеводов. Углеводы служат хорошей питательной средой для молочнокислых бактерий, которые при правильном силосовании быстро размножаются и подавляют размножение маслянокислых и других бактерий. В силосованной ботве возможны большие колебания содержания питательных веществ (табл. 156). Ка-

Таблица 156

Химический состав силосованной ботвы сахарной свеклы (по Scheunert, 1926)

Авторы	Содержание, %					
	сухого вещества	сырого протеина	сырого жира	безазотистых экстрактивных веществ	сырой клетчатки	золы
Кельнер	23	2,4	0,7	9,1	3,4	—
Потт						
среднее	24	2,0	1,0	9,0	3,0	9,0
минимум	10,5	0,9	0,3	4,0	1,2	—
максимум	32,6	6,1	1,9	13,0	4,5	—

чество ботвы зависит не только от исходного состава, но и от условий силосования.

При организации работы по консервированию необходимо иметь в виду, что при хранении ботвы в кучах могут быть большие потери веса. Так, Ростель и Волерт (Röstel, Wöhlert, 1960) сообщают, что в условиях теплой и влажной осени 8-дневное хранение в кучах может сопровождаться потерей 25% веса ботвы, а 14-дневное — 40%. В процессе хранения в кучах может происходить и значительное снижение абсолютного количества белка в ботве.

Силосованная ботва сахарной свеклы является полноценным кормом, но по питательности она уступает свежей и высушенной. В 100 *кг* силосованной ботвы содержится около 1,3 *кг* переваримого белка и около 15,3 кормовых единиц (Попов, 1957а).

Свежий жом содержит 93,8% воды и 6,2% сухого вещества. В сухом веществе свежего жома содержится в среднем 8% белков, 4% золы, 66% безазотистых экстрактивных веществ и 22% клетчатки (Силин, 1958). Химический состав частично отжатого, силосованного и высушенного жома приведен в табл. 157.

Кормовая ценность жома обусловливается высоким содержанием в нем безазотистых экстрактивных веществ, но белков и ми-

Таблица 157

Химический состав жома (по Головину, 1949)

Виды жома	Содержание, %					
	сухого вещества	сырого протеина	сырого жира	безазотистых экстрактивных веществ	сырой клетчатки	золы
Свежий (частично отжатый)	11,23	0,89	0,05	6,32	2,39	0,59
Силосованный	11,48	1,07	0,11	2,41	2,80	1,09
Высушенный огневой сушкой	87,42	6,54	—	56,59	18,57	6,02
Высушенный паровой сушкой	90,79	8,03	0,21	59,26	19,50	—

неральных веществ в нем мало. Жом содержит достаточное количество кальция, но очень беден фосфором. По И. С. Попову (1957), в 100 *кг* жома содержится:

	Переваримого белка	Кормовых единиц
Свежий жом	0,3 *кг*	8,0
Кислый жом	0,5 *кг*	9,7
Высушенный жом . . .	3,3 *кг*	85,0

Кислый жом богаче свежего сухим веществом (в среднем на 12%) и содержит много органических кислот, скот поедает его охотнее, чем свежий жом.

Кормовая патока в умеренном количестве является отличным сдабривающим средством. Ее употребляют для сдабривания гуменных кормов. В сухом веществе патоки содержится в среднем 60% сахарозы, 14,8% азотистых веществ, 16,7% безазотистых органических несахаров и 8,5% чистой золы. Около $^1/_3$ всех азотистых веществ составляет бетаин. Остальные азотистые вещества это главным образом аминокислоты. (Силин, 1958). 100 *кг* кормовой патоки содержат 77 кормовых единиц (Попов, 1957).

ЛИТЕРАТУРА

Авдонин Н. С. Подкормка сельскохозяйственных растений. М., Сельхозгиз, 1954. Алексеева Е. Н. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1938 г.». М., Пищепромиздат, 1940. Белоусов М. А. Тр. Всес. н.-и. ин-та свекл. полеводства, 1936, **I**. Белоусов М. А. В сб.: «Удобрение сахарной свеклы». М., Сельхозгиз, 1937. Благовещенский А. В. и Фениксова Р. В. Журн. сах. пром., 1931. 7—8. Бриллиант В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1949. Бузанов И. Ф. Научн. зап. по сах. пром., 1936, 5—6. Варшавский Б. Я. Земледелие 1954, 3; Сах. свекла, 1958, 6; Тр. ВНИС, 1959, **38**. Владимиров А. В. Физиологические основы применения азотистых и калийных удобрений. М., Сельхозгиз, 1948. Власюк П. А. Видав. АН УРСР, Київ, 1948; Агрофизиологические основы питания сахарной свеклы. Киев, 1950. Вогрызек О. Химия сахарной промышленности. Киев, 1922. Головин П. В. Технология свеклосахарного производства. М., Пищепромиздат, 1949. Демиденко Т. Т. и Епишева В. А. «Сб. Памяти акад. Д. Н. Прянишникова». М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950. Денисиевский В. С. В кн.: «Свекловодство», **I**. Киев, 1940. Душечкин А. И. Тр. сети опытных полей Всерос. о-ва сахарозаводчиков. Сообщ. 10, 1911. Каталымов М. В. ДАН СССР, 1955, **CIV**, I. Каштанова З. Н. Тр. Всерос. н.-и. ин-та сах. свеклы и сахара, 1960, **I**, 1. Колосов И. И. Поглотительная деятельность корней и ее связь с условиями среды и жизнедеятельностью растения. Автореф. канд. дисс. М., 1953. Кретович В. Л., Евстигнеева З. Г. Биохимия, 1949, **14**, 3, Лашкевич Т. И. Применение микроудобрений на торфяных почвах. Минск, 1955. Лебов В. А. Журн. ін-ту бот. АН УРСР, 1939, 21—22. Либих Ю. Химия в приложении к земледелию и физиологии. М., Сельхозгиз, 1936. Любарская Л. С. Тр. Всес. н.-и. ин-та свекл. полеводства, 1949, **2**. Любарская Л. С., Архипова К. И. Сб. «Памяти акад. Д. Н. Прянишникова». М., Изд-во АН СССР, 1950. Магницкий К. П. Сб. «Агрохимические методы исследования почв». М., Изд-во АН СССР, 1960. Максимович А. Е. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1936 г.». Киев, 1937; В кн.: Свекловодство», **I**. Киев, 1940; Тр. ВНИС, 1957, **35**, стр. 141. Тр. ВНИС, 1957 а. **35**, стр. 151. Бюлл. научн.-техн. информации ВНИС, 1957 б, 4—5. Доповіді Укр. акад. с.-г. наук,

1958, I. Максимович А. Е., Бахир А. И. и Оканенко А. С. Тр. ВНИС, 1957, 35. Максимович А. Е., Оканенко А. С. и Бахир А. И. ДАН СССР, 1951, 76, 2; ДАН СССР, 1952, 87, 2; Изв. АН СССР, сер. биол., 1955, 6; в сб. «Памяти Н. А. Максимова». М.— Л., Изд-во АН СССР, 1957. Найдин П. Г. Справочник агронома по удобрениям. М., Сельхозгиз, 1955. Нахманович М. И. В кн.: «Свекловодство», I. Киев, 1940. Неринг К. Кормление сельскохозяйственных животных и кормовые средства. М., Сельхозгиз, 1959. Оканенко А. С. и Островская Л. К. Сб. «Вопр. биохимии азотного и минерального питания растений». Изд. Ин-та физиол. раст. и агрохим. АН УССР, 1953, 28. Попов И. С. Кормление сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, 1957. Попов И. С. Кормовые нормы и кормовые таблицы. М., Сельхозгиз, 1957а. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945; Агрохимия. М., Сельхозгиз, 1952. Рассел Э. Д. Почвенные условия и рост растений. М., ИЛ, 1955. Рискина С. Тр. ЦИНС, 1933, 12. Рождественский И. Г. Значение сочетания сульфатов и хлоридов для роста и развития сахарной свеклы. «Сб. н.-и. работ ВНИС», 1939. Рождественский И. Г. и Левицкая А. Л. Химизация соц. земледелия. 1934. 3. Рубин Б. А. В сб.: «Биохимия культурных растений», 4. М.— Л., Сельхозгиз, 1938. Рубин Б. А, Любарская Л. С., Гулидова И. В. Физиолого-биохимические особенности сахарной свеклы. М., Изд-во АН СССР, 1960. Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М., Изд-во АН СССР, 1940. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. Сазанов В. И. Журн. опытн. агрономии, 1917, 17. Сидоров А. О., Барова В. С. Рідкі азотні добрива та їх застосування. Київ, 1959. Силин П. М. Лабораторная оценка технологических качеств сахарной свеклы. М., Пищепромиздат, 1945. Технология свеклосахарного и рафинадного производства. М., Пищепромиздат, 1958. Синягин И. И., Васильева Е. М. и Морозова Н. П. Кормовая база. 1951. 10. Сисакян Н. М. Ферментативная активность протоплазменных структур. М., Изд-во АН СССР, 1951. Биохимия обмена веществ. М., Изд-во АН СССР, 1954. Смирнов А. И. Некоторые данные по характеристике развития сахарной свеклы за первый год вегетации. Тр. ЦИНС, 1932, 8. Соколов А. В. Агрохимия фосфора. М., Изд-во АН СССР, 1950. Соколов А. В., Ахромейко А. И. и Панфилов В. Н. Вегетационный метод. М., Сельхозгиз, 1938. Товарницкий В. И. и Максимович А. Е. Тр. Ивановской опытн. станции, 1930, 18. Тонкаль Е. А. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1937 г.». М., Пищепромиздат, 1939. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1938 г.». М., Пищепромиздат, 1940. Сб. «Вопр. агротехники и селекции сахарной свеклы». М., Сельхозгиз, 1955. Турчин Ф. В., Гуминская М. А. и Плышевская Е. Г. Физиол. раст., 1955, 2, I. Фридман С. Е., Лысенко Б. М., Селюк И. А. Справочник по заготовке, приемке и хранению сахарной свеклы. М., Пищепромиздат, 1959. Шелехов Н. Н. и Севастьянов С. П. Свекл. полеводство, 4. 1937. Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950. Изв. АН СССР, сер. биол., 1960, 5. Шнейдевинд В. Питание сельскохозяйственных культурных растений. М., Сельхозгиз, 1933. Amberger A., Frömel W. Ztschr. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkunde, 1957, 79, 3. Andrlik K. Ztschr. Zuckerind. in Böhmen, 1906—1907, XXXI. Baumeister W. Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. Iena, 1952. Bear F. E. Agron. J., 1950, 42, 4. Breazeale E. L., Mc. George W. T., Breazeale J. F. Soil Sci., 1951, 71, 5. Breszeale E. L., Mc. George W. T. Soil Sci., 1955, 80, 5. Briem H. Oester. Ungar. Ztschr. Zuckerind. und Landwirt; 1899, I. Brune H. Zucker, 1956, II. Bücher R. Zucker, 1958, 21. Decoux L., Vanderwaeren J., Simon M. Publ. Inst. Belge l'Amelioration Betterave, 1937, 5; Publ. Inst. Belge l'Amelioration Betterave, 1938, 6. Publ. Inst. Belge l'Ameloioration Betterave, 1939, 4. Ergle D. R. Eaton F. M. Plant Physiol., 1949, 24, 3. Hellriegel H. Deutsch Zuckerind, 1893, 24. Hoogland D. K. Lectures on the inogranic nutrition of plants, 1948. Krüger W., Wimmer G. Mitteil. Anhalz. Versuch. Bernburg. 1927, 60. Mitteil. Anhalt. Versuch. Bernburg, 1927а; 63; Mitteil. Anhalt. Versuch. Bernburg, 1927б, 65. Liebscher G. J. für Landwirtsch., 1887, 35, Lüdecke H. Zuckerrübenbau. Verl. Paul. Parey, 1953; Lucker, 1959, 13. Lüdecke H., Fey-

erabend J. Zucker, 1956, 23; J. Zucker, 1959, 17. Lüdecke H., Nitzsche M. Zucker, 1957, 17. Lundegårdh H. Die Blattanalyse. Iena, 1945. Klima und Boden in ihrer wirkung auf das Pflanzenleben. Iena, 1957. Massart L. 1957, **22**, 1—2. Mothes K. Planta, 1938, **29**. Nestler O., Stoklasa J. Ztschr. für. Zuckerind. in Böhmen 1869—1897, **XXI**. Pierce E. C., Appleman C. O. Plant Physiol., 1943, **18**, 2. Roemer H. Wimmer G. Mitteil. Anhalt. Versuch. Bernburg, 1907, **42**. Roestel H. J., Wöhlert W. Die Zuckererzeugung, 1960, 8. Roubaix J., Lazar O. La Sucrerie Belge, 1954, 7, **8**; La Sucrerie Belge, 1955, 9—10; La Sucrerie Belge, 1956, 7. Scharrer K., Schreiber R., Kühn H. Ztschr. Pflanzenernahr. Düng. Bodenkunde, 1953, **62**, 2. Scharrer K., Jung J. Ztschr. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkunde, 1955, **71**, 1; Ztschr. Pflanzenernähr. Dung. Bodenkunde, 1956, **75**. I. Scheffer F., Pflanzenernährung. In Buch Agrikulturchemie 1946. Scheunert A. Zuckerrübenbau, 1926, 9, 10. Schneider K., Kirchberg G. Zucker, 1958, 24. Schnell J. Cbl. Zuckerind 1909, 20. Selke W. Die Düngung. Berlin, 1955. Skärblon K. E. Ztschr. Vereins Deutsch. Zuckerind, 1910, **38**. Sommer E. Ztschr. für Zuckerind, 1958, 7. Ztschr. fur Zuckerind, 1960, 10, **11**. Stehlik V. Vorträge anläßlich der 2 Tagung des Arbeitsausschusse für Zuckerrübenforschung der Sozialistischen Länder 22—24 September 1959 im Leipzig und Klenwanzleben. Berlin, 1960. Stark J. B., Jaouni T., Bailey G. J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.; 1956, **9**, 3. Strohmer F., Fallada O. Oster-Ungar. Ztschr. Zickerind. und Landwirt.. **1906, XXXV**. Ülrich A. Soil Sci., 1950, **69**. 4. Ulrich A., Ohki K. Plant Physiol.; 1956, **31**, 3. Vickery H., Pucher G., Clark H. Plant Physiol., 1936, **11**. Wöhlert W. Die Zuckererzeugung, 1960, 4.

ПРЕВРАЩЕНИЕ УГЛЕВОДОВ И АЗОТИСТЫХ ВЕЩЕСТВ ВО ВРЕМЯ ЗИМНЕГО ХРАНЕНИЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

В убранных с поля корнях сахарной свеклы жизненные процессы затухают, только интенсивность дыхания изменяется относительно мало. Энергетическим материалом для дыхания служат накопленные сахара. Интенсивность дыхания, а вместе с тем и убыль сахарозы в корне, согласно правилу Вант-Гоффа, возрастают с повышением температуры. Только часть сахара идет на дыхание, другая часть в связи с подготовкой растения ко второму году жизни превращается в несахара, возможно в пентозы. Это подтверждается тем обстоятельством, что у проросшей свеклы сахара значительно больше, чем у обрезанной.

Результаты изучения дыхания и превращения углеводов в стерильных условиях при температуре 8°C, 100%-ной влажности воздуха и полной аэрации приведены в табл. 158.

Таблица 158

Содержание углерода различных углеводов (по Опарину, Дьячкову и Глазунову, 1931)

Углерод различных углеводов	Содержание углерода на 100 частей первоначального сухого веса корня при разной длительности хранения в сутках			
	контроль	45	77	103
Общий углерод корня	42,97	41,67	40,42	37,88
Углерод выделившейся CO_2	—	1,27	2,45	3,54
Углерод сахарозы	27,66	26,78	24,20	21,68
Углерод инвертного сахара	0,06	0,12	0,27	0,18
Углерод мальтозы и раффинозы	1,34	0,78	1,29	1,58
Углерод гемицеллюлозы, крахмала и декстринов	2,73	2,74	2,77	2,79
Углерод клетчатки	1,92	1,84	2,00	1,76
Углерод прочих веществ (белки, жиры и др.)	9,26	9,41	9,89	9,89

Выяснилось, что при температуре 8°C, 100%-ной влажности воздуха и полной аэрации количество углекислого газа, выдыхаемого корнем в единицу времени, более или менее одинаково. Что же касается всего количества выделяемой корнем углекислоты, то оно находится в соответствии с общими потерями углерода в корне.

Сравнивая количество углерода, выделяемого в виде углекислого газа, с количеством углерода распавшейся сахарозы, авторы обнаружили, что в начальные стадии хранения свеклы разрушается значительно меньше сахарозы, чем требуется для дыхания корня. В дальнейшем начинает разрушаться больше сахарозы, чем нужно для дыхания. Эта избыточная часть углерода, по-видимому, остается в корне в виде каких-то иных веществ. Содержание углерода фракции, обозначенной как «мальтоза» и раффиноза, в начальные сроки хранения уменьшается, а к концу увеличивается. По-видимому, в начале хранения эти углеводы окисляются в процессе дыхания и покрывают дефицит дыхательного материала, во второй период хранения они накапливаются в большем количестве за счет повышенного расхода сахарозы. Последнее подтверждается следующим сопоставлением результатов химического и поляриметрического определений сахаров (табл. 159).

Таблица 159

Динамика углерода при хранении сахарной свеклы в условиях 100%-ной влажности

Углерод различных соединений	Содержание углерода на 100 частей первоначально сухого вещества корня в разные дни хранения			
	0	45	77	103
Углерод сахарозы:				
химический анализ	27,70	26,80	24,20	21,70
поляриметрический анализ	28,30	27,00	25,30	22,40
Углерод «мальтозы» и раффинозы	1,34	0,78	1,29	1,58

Там, где углерода углеводов типа «мальтозы» и раффинозы мало, определения совпадают. К концу хранения, когда содержание этой фракции сахаров увеличивается, поляриметр начинает давать повышенные показания.

Очевидно, переход сахарозы во второй период хранения в новый тип углевода является результатом внутренних физиологических процессов, связанных с мобилизацией веществ для нового роста. Это начало тех процессов, которые оживленно идут при прорастании глазков. На обрезанной свекле в опытах А. И. Опарина глазков не было, но зато был густой войлок из боковых корешков. Развитие этих корешков могло служить причиной ускорения внутренней мобилизации веществ. Это подтверждают опыты хранения корнеплодов в условиях пониженной влажности воздуха (75% относительной влажности).

В этих условиях с удлинением срока хранения корень все быстрее и быстрее теряет воду, так как при потере воды живой клеткой происходят изменения ее проницаемости и водоудерживающих свойств. Превращение углеводов при пониженной влажности показано в табл. 160.

Таблица 160

Динамика углеводов при хранении в условиях 75%-ной влажности воздуха

Углерод различных соединений	Содержание углерода на 100 частей первоначально сухого вещества корня в разные сроки хранения в днях					
	контроль	44	94	контроль	29	77
Выделившейся углекислоты	—	1,17	2,74	—	1,01	2,65
Сахарозы:						
химический анализ	27,72	25,86	24,62	28,60	27,50	25,98
поляриметрический анализ	27,94	27,63	24,94	28,39	27,32	25,45
Инвертного сахара	0,29	0,22	0,66	0,52	0,56	0,74
«Мальтозы»	1,16	2,17	1,50	0,64	0,40	0,88
Гемицеллюлозы	2,68	3,10	2,22	2,90	2,72	2,50
Клетчатки	1,78	2,00	1,82	1,66	1,65	1,58

При 75%-ной относительной влажности воздуха дыхание свеклы протекает так же равномерно и с такой же интенсивностью, как и в условиях 100%-ной влажности, но разложение сахарозы идет иначе: в первое время расходуется несколько больше сахарозы, чем требует дыхание, а в дальнейшем наблюдается ослабление интенсивности ее распада. Происходящие изменения согласованы с количеством сахаров типа мальтозы. Таким образом, если во влажных условиях количество распадающейся сахарозы все время увеличивается (затрата на дыхание и переход в другие формы), то при пониженной влажности оно идет равномерно. По-видимому, это объясняется затруднением мобилизации веществ для нового роста, доказательством чего является отсутствие роста боковых корешков. Однако нельзя считать, что при хранении полезно несколько подсушивать свеклу, ибо опыт проведен при полном отсутствии микрофлоры, в то время как известно, что подсушивание уменьшает стойкость корней в отношении различных вредителей.

Важным условием для направления биохимических процессов является доступ кислорода. Есть указания на то, что усиленная аэрация повышает интенсивность дыхания. Однако известно, что прекращение доступа кислорода не останавливает выделения углекислоты, а только ослабляет этот процесс при быстроидущем разложении сахара.

Показано, что в атмосфере водорода при температуре 8°С убыль углерода и соответственного углерода сахарозы была в четыре раза больше количества углерода выделенной углекислоты. По-видимому, наряду с углекислотой образовались еще какие-то газооб-

разные продукты. Прекращение доступа кислорода, таким образом, вызывает повышенный распад сахарозы. Этот результат полностью увязывается с современными взглядами на роль окислительно-восстановительного потенциала в направлении работы ферментов.

Данные о превращении углеводов во время хранения, полученные Б. А. Рубиным, приведены в табл. 161.

Таблица 161

Динамика углеводов при хранении свеклы (по Рубину, 1939)

Показатели	Содержание углеводов в % на сырой вес			
	20/X	12/I	5/IV	10/VII
Сахароза по Бертрану	17,30	16,70	16,30	15,34
Сахар по поляриметру	18,50	18,10	18,00	17,30
Декстроза	0,27	0,25	0,02	0,13
Левулеза	0,06	0,06	0,06	0,07
«Мальтоза»*	0,24	0,84	0,33	0,27

* «Мальтозой» условно обозначен углевод, гидролизирующийся в течение трех часов в кипящей бане с 0,75%-ной HCl.

Углеводы, определяемые как «мальтоза», как видно, играют роль в превращениях веществ. Из моносахаров преобладает декстроза; содержание левулезы значительно ниже.

При хранении корней двух сортов на высадки Б. А. Рубин (1939) обнаружил следующие количества редуцирующих сахаров в процентах:

20/X	0,56
17/XI	0,63
1/XII	0,61
12/I	0,41
2/III	0,44
5/IV	0,14
10/V	0,33

Таким образом, количество редуцирующих сахаров сначала возрастает, а затем снижается, по-видимому, вследствие потребления на начинающиеся процессы роста. При хранении заводской свеклы (без головок) обычно с удлинением хранения нарастает количество инвертного сахара.

Распад сахарозы, увеличивающийся с удлинением хранения свеклы, происходит вследствие глубоких физиологических процессов, одним из которых, видимо, является накопление кислот и увеличение активной кислотности. В результате усиливается гидролиз сахарозы. К сожалению, мы не имеем исследований по этому вопросу, проведенных в стерильных условиях, за исключением работы А. Благовещенского, П. Иванова и В. Попова (1931), показавших только нарастание титруемой кислотности по Вильштеттеру.

Изучение хранения сахарной свеклы в заводских условиях показывает увеличение кислотности соков и содержания кальциевых со-

лей в соках с удлинением сроков хранения. Активная кислотность сока несколько возрастает при хранении. Через 105 дней хранения корней сорта Кальник сахаристый активная кислотность сока составила 6,34, а при закладке — 6,42; активность инвертазы при закладке была 9,9, по окончании хранения — 9,3 (Рубин, 1939).

Другим фактором, влияющим на распад сахарозы, является изменение структуры сахарной свеклы во время хранения. Так, твердость корнеплода уменьшается с течением хранения довольно значительно. Коллоидальность соков свеклы, наоборот, часто возрастает (Хелемский и Кошеверова, 1932). Эти факторы меняют физико-химическую среду действия ферментов, содействуют переходу инвертазы в раствор и усилению ее гидролитического действия.

Разные сорта сахарной свеклы теряют сахар в процессе хранения по-разному. Многие исследователи считают, что те особенности, которые вызывают повышение сахаристости свеклы во время вегетации, способствуют бо́льшим потерям и при хранении. Однако определенных соотношений, несмотря на многочисленные исследования, установить не удалось. Наоборот, при анализе гибридов сахарной свеклы оказалось, что во время хранения инвертный сахар накапливается независимо от сахаристости. С практической стороны вопрос осложняется тем, что сорта, устойчивые в отношении потери сахара, могут быть неустойчивыми к поражению кагатной гнилью, и наоборот. На Рамонской селекционной станции О. В. Якушкина проводила селекцию на понижение потери сахара; первые шаги в этом направлении увенчались успехом. На Белоцерковской станции В. Н. Шевченко введен микробиологический метод селекции на устойчивость к кагатной гнили.

В декабре 1931—январе 1932 г. в лаборатории ВНИС и на ряде селекционных станций при хранении свеклы с головками была замечена значительная (около 1%) прибавка в содержании сахарозы в корне; у свеклы без головок этого не наблюдалось (Мосюк, 1932). По-видимому, в условиях культуры свеклы того года произошла какая-то трансформация сахаров в связи с наличием головки; изменение содержания моносахаров в корне по срокам хранения оказалось согласованным с накоплением сахарозы в корне. В следующем году это явление не повторилось. Еще ранее, в 1927 г., в опытах Кудельки наблюдалось «дозревание» у свеклы с плохо очищенными головками, выраженное значительно слабее (по Душскому и Красильщикову, 1929). К сожалению, еще не выяснено, при каких условиях происходит дальнейшее накопление сахарозы.

Изменение азотистого комплекса при хранении свеклы наблюдали многие авторы. Штромер (цит. по Рубину, 1939) показал, что при хранении свеклы относительно возрастает небелковая фракция азота. По Фридлю (цит. по Рубину, 1939), количество общего азота при хранении свеклы не изменяется, но количество растворимого вредного азота к концу хранения нарастает за счет гидролиза белка; характерно количественное изменение амидной фракции: она сначала увеличивается, а к весне уменьшается (табл. 162).

Таблица 162

Содержание в свекле общего, «вредного» и амидного азота в разные периоды хранения

Дата	Содержание азота, %		
	общий	вредный	амидный
18/XI	0,247	0,134	0,039
9/XII	0,251	0,139	0,046
4/I	0,248	0,140	0,039
9/II	0,297	0,138	0,031
16/III	0,303	0,145	0,031
12/IV	0,243	0,165	0,028
26/IV	0,250	0,187	0,031

Фридль отмечает, что при хранении свеклы содержание глютамина увеличивается, а содержание тирозина и бетаина остается постоянным. Состав нуклеопротеидов тоже изменяется: весной свекла содержит больше ксантиновых оснований. При неизменном количестве общего азота, содержание белкового азота во время хранения свеклы уменьшается, а «вредного» увеличивается.

В замерзшей и затем оттаявшей свекле при разрушении клеточной структуры усиливается активность протеолитических ферментов, это вызывает быстрый гидролиз белков и накопление растворимых его форм. Еще более разительные изменения по той же причине происходят с сахарозой — она буквально тает на глазах. Одно замораживание стабилизирует соотношение азотистых форм, сахароза при этом хотя и гидролизуется, но не так сильно, а в некоторых случаях ее содержание не меняется.

Условия культуры свеклы в отношении поступления в нее различных питательных веществ тоже сказываются на последующем хранении. Известно, что поступление калия способствует большей стабилизации белков и лучшей сохранности свеклы. Поступление магния повышает синтез белков во время роста свеклы, в связи с этим в корнях к началу хранения содержится очень мало растворимых форм азота. Свекла, выросшая по калию с фосфором, теряет больше сахара в связи с усиленным дыханием, но зато более устойчива к кагатной гнили, и после хранения дает больший выход сахара, чем свекла, выросшая без удобрений. В последнем случае свекла теряет меньше сахара, но поражается сильнее микроорганизмами. В больных растениях происходят значительные изменения химического состава.

Обработка корней свеклы за 2—3 недели до уборки гидрозидом малеиновой кислоты (ГМК), проведенная сухой осенью, увеличивает сахаристость, а во влажные осени не дает эффекта.

Ф. Л. Калинин и Ю. Г. Мережинский (1965) показали, что обработка препаратом ГМК снижает интенсивность прорастания корней (табл. 163).

Таблица 163

Влияние ГМК на прорастание корней сахарной свеклы

Варианты опыта	Количество проросших глазков на одно растение	Длина ростков, *см*	Число корней, не давших ростков, %	Содержание сахара, %	
				при уборке	после хранения
Контроль	3,0	4,8	15,8	18,8	15,0
ГМК, доза 1 *кг* действующего начала	2,8	3,3	15,8	18,3	15,2
ГМК, доза 3 *кг* действующего начала	1,0	1,0	42,1	18,3	16,0

Попадая в ткани клетки, ГМК в первые дни заметно угнетает дыхание, а в дальнейшем угнетает поглощение кислорода и повышает выделение углекислого газа. В связи с этим увеличивается доля анаэробного дыхания, а коэффициент дыхания повышается (табл. 164). ГМК вызывает изменение активности пероксидазы и полифенолоксидазы.

Таблица 164

Интенсивность дыхания корней сахарной свеклы, обработанных ГМК в точках роста

Показатели	Интенсивность дыхания в разные сроки после обработки ГМК					
	2 дня		6 дней		10 дней	
	контроль	ГМК	контроль	ГМК	контроль	ГМК
Поглощение CO_2 1 *г* корня за 1 *ч*	0,292	0,278	0,607	0,593	0,058	0,349
Выделение CO_2 за 1 *ч*	0,242	0,206	0,455	0,688	0,430	0,470
Коэффициент дыхания (*Q*)	0,800	0,700	0,700	1,100	1,200	1,300

В первые дни после обработки ГМК окислительные процессы больше катализируются пероксидазой, а в последующие полифенолоксидазой. Возможно, что с того момента, когда ГМК начинает тормозить действие обоих этих ферментов, в окислительные процессы включается фермент с более высоким окислительным порогом.

Работа, проведенная на Маковском сахарном заводе Хмельницкой области, показала, что при опрыскивании ГМК (3 *кг* действующего начала на 1 *га*) содержание сахара при хранении свеклы в течение пяти месяцев понизилось с 20,0 до 18,0%, а у необработанной свеклы — с 19,9 до 17,8%. Опыты, проведенные на Сумской опытной станции, показали, что потеря сахара за два месяца хранения составляла в контроле 4,1%, а в опыте — 2,8%; через шесть меся-

цев хранения — соответственно 24,7 и 7,4% (Калинин и Мережинский, 1965).

Корни сахарной свеклы, обработанные ГМК, после длительного хранения долго не прорастают. Поэтому корни, предназначенные для высадок, необходимо дополнительно обрабатывать ростактивирующими веществами.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский А., Иванов П., Попов В. Журн. сах. пром., 1931, 78. Душский И. и Красильщиков Б. Хранение свеклы, 1929. Калинин Ф. Л., Мережинский Ю. Г. Регуляторы роста растений. Киев, 1965. Опарин А. И., Дьячков Н. Н. и Глазунов И. В. Хранение сахарной свеклы, 1931, I. Рубин Б. А. Хранение свеклы, 1939. Хелемский М. З. и Кошеверова В. Научн. зап. ВНИС, 1932, **XXI—XXII**.

ПРЕВРАЩЕНИЕ УГЛЕВОДОВ

Подготовка ко второму году жизни происходит в корнях еще во время хранения. В зависимости от условий хранения (температура, влажность) интенсивность мобилизации веществ ко дню посадки различна: в одних случаях корень не имеет наружных признаков прорастания, в других — происходит образование этиолированных бесхлорофилльных листьев и даже стеблей. Рост и развитие корня свеклы на втором году жизни, до образования ассимиляционного аппарата, идут за счет тех энергетических и пластических материалов, которые были накоплены во время предыдущей вегетации, и в первую очередь за счет сахарозы. Динамику превращения углеводов в растущем корне хорошо иллюстрирует работа А. И. Опарина и Е. О. Шапиро (табл. 165).

Таблица 165

Динамика углеводов в корнях высадков (по Опарину и Шапиро, 1936)

Время взятия проб	Средний сухой вес корня, г	Содержание в г в сухом корне (среднее)							
		инвертного сахара	фруктозы	сахарозы по Бертрану	сахарозы по поляриметру	разница между определениями по Бертрану и поляриметру	мальтозы	гемицеллюлозы	клетчатки
7/V—перед посадкой	60,1	0,768	0,380	34,04	37,2	+3,16	0	5,00	3,39
25/V—после появления листовой розетки	57,1	1,420	0,512	27,22	35,5	+8,28	0	—	—
19/VI—после появления стрелки	46,1	0,583	0,252	20,44	22,7	+2,26	0,218	—	—
16/VII—после начала цветения	47,4	1,420	0,604	19,83	21,3	+1,47	0,119	—	—
13/VIII—после образования семян	24,8	2,010	0,556	22,47	25,0	+2,53	0,416	5,33	5,10

Количество сухого вещества в корне после высадки уменьшается, оно расходуется на построение новых тканей (розетки и цветочной стрелки) и на процессы дыхания. После образования листьев начинается синтез углеводов и их приток в корень. Изменение содержания сухого вещества в каждый данный момент представляет результат этих двух процессов. В последние два периода наблюдается явное превалирование процессов синтеза, а в связи с этим и прирост сухого вещества. Если сопоставить изменение содержания (в процентах) сухого вещества и сахарозы в разные моменты вегетации, то получим следующую картину:

	Сухое вещество	Сахароза
7/V —25/V	—3,0	—6,82
25/V —10/VI	—11,0	—6,78
19/VI —15/VII	+1,3	—0,61
15/VII—13/VIII	+7,4	+2,64

В период образования листовой розетки усиленно расходуется сахароза, превышающая расход сухого вещества (расход на дыхание и построение вегетативных органов); по-видимому, сахароза превращается в другие растворимые углеводы, определяемые как «мальтоза», и ряд других (клетчатка, гемицеллюлоза и т. д.), служащих для построения клеточных стенок без потери веса. После появления стрелок наблюдается большой расход сухих веществ, возможно даже за счет тех углеводов, которые возникли из сахарозы в предыдущий период, а также за счет азотистых и других веществ. В дальнейшем в результате процессов ассимиляции, протекающих в надземном аппарате, содержание сухого вещества и сахарозы в корне увеличивается. Количество сахарозы при этом нарастает медленнее, чем количество других форм углеводов, белков и пр. Работы старых исследователей (Strohmer, Briem, Stift, 1892; Colin, 1915) дают примерно такую же картину изменений содержания сахара.

Структура корня высадка несколько меняется — он становится более деревянистым. Разница в определении содержания сахарозы по Бертрану и по поляриметру неодинакова в различные периоды роста, что указывает прежде всего на наличие других оптически активных веществ помимо сахарозы. Обычно, в контроле разница колеблется в пределах 2,5—3,5 *г*. В длительно хранящемся корне эта разница больше. Но особенно высокой (до 8 *г*) она бывает в первый период, когда идет прорастание корня и образование листовой розетки. Совпадающее с этим моментом значительное исчезновение сахарозы свидетельствует о трансформации ее в какой-то другой правовращающий углевод, но не в мальтозу, так как последняя обнаружена в небольшом количестве, и только в позднейшие фазы.

Редуцирующие вещества покоящегося корня — это инвентированный сахар, т. е. смесь равных количеств глюкозы и фруктозы (Опарин и Шапиро, 1936). При прорастании корня количество ре-

дуцирующих веществ возрастает, причем преобладает глюкоза; фруктоза и в этом случае является более подвижной формой. После появления розетки листьев количество и соотношение моносахаров достигают первоначального уровня, а в дальнейшем, когда вновь начинают превалировать процессы ассимиляции, содержание редуцирующих веществ резко возрастает главным образом за счет глюкозы.

В семенных растениях свеклы содержится больше гемицеллюлозы, чем на первом году. К концу вегетации оно несколько возрастает, и значительно возрастает количество клетчатки. В некоторых случаях содержание клетчатки доходило до 16% при исходной величине 5% (Strohmer, Briem, Stift, 1892). Естественно, что возрастает также и количество мякоти (Proskowetz, 1887).

Данные прежних исследований единогласно свидетельствуют об отсутствии крахмала в корне во все фазы роста и развития. Т. А. Филатова и А. А. Табенцкий (1938) обнаружили крахмал в корнях под точками роста почек, и именно в тех корнях, которые потом выходят в стрелку. Подробнее это явление еще не изучено.

Корень свеклы на втором году жизни увеличивается неравномерно, приросты за второй год часто выделяются в виде явных наростов. Динамика сахаров в наростах и корнях представлена в табл. 166.

Таблица 166

Изменение сахаристости корней и наростов за время вегетации (по Claassen, 1894)

Дата и фаза развития	№ пробы	Вес корня, г		Привес		Содержание сахара, %		Количество сахара	
		в начале опыта	в конце опыта	г	%	посадочный корень	наросты	г	% к начальному весу
28/VI, перед цветением	1	437	598	161	36,8	4,4	4,6	26,8	48
	2	542	1120	578	106,6	3,1	4,2	41,1	59
14/VII, конец цветения	1	882	1390	508	57,6	3,0	2,0	36,6	32
	2	420	1035	615	146,4	5,6	6,2	61,9	116
18/VIII, спелые семена	1	977	1130	153	15,7	2,9	1,5	30,7	25
	2	387	950	563	145,5	4,7	4,2	41,8	85

В начале опыта, при посадке, среднее содержание сахара в высадках равнялось 12,8%. В конце опыта и в ходе вегетации содержание сахара как в посадочных корнях, так и в наростах сильно варьировало. По-видимому, это в значительной мере определяется величиной надземного аппарата. Величина наростов также сильно варьирует.

Изучая проницаемость тканей и активность инвертазы, Руланд (Ruland, 1912) установил, что при прорастании высадка сахара могут передвигаться в виде сахарозы. В цветоносном стебле он обна-

ружил преимущественно сахарозу и незначительное количество моносахаров.

Штромер, Брим и Штифт (Strohmer, Briem, Stift, 1892) пытались выяснить, происходит ли одновременно с процессом распада сахара в корне высадка и процесс его образования в результате фотосинтеза, а в связи с этим — идет ли ток сахарозы в двух противоположных направлениях: снизу вверх и сверху вниз. Авторы обратили внимание на то, что корни цветухи содержат почти такое же количество сахара, как и корни свеклы первого года жизни. Это могло свидетельствовать о том, что у цветухи параллельно с образованием стеблей и соцветий идет и процесс сахаронакопления. Высадки одного сорта, одностебельчатого типа, авторы подвергали химическому анализу в две фазы развития: в момент цветения (9/VI) и в момент спелости семян (2/VIII). Маточные корни содержали от 18 до 20% сахара (табл. 167).

Таблица 167

Содержание сахарозы, инвертного сахара и клетчатки в стеблях и корнях семенных растений (по Штромеру, 1908)

Показатели	Цветение 9/VII			Уборка 2/VIII			
	корень	главный стебель	боковые стебли	корень	наросты	главный стебель	боковые стебли
Вес, *г*	217	255	117	266	116	174	116
Влажность, %	68,6	85,9	86,7	60,9	73,1	64,1	66,8
Сахароза, %	6,6	0,6	1,2	13,1	9,0	3,0	0,0
Инвертный сахар, %	0,0	1,6	1,4	0,0	0,3	0,4	0,2
Клетчатка, %	4,6	1,55	1,8	9,3	7,9	17,2	8,8

Данные табл. 167 показывают, что к моменту спелости семян содержание сахарозы в корне и стеблях было гораздо выше, чем в период цветения, и что в боковых стеблях к концу вегетации она исчезла. Следовательно, за время между цветением и уборкой в результате фотосинтеза произошел прирост сахаров. С известной долей вероятности можно принять, что весь сахар наростов образовался за счет притока сверху, а не за счет материнского корня. Содержание моносахаров во всех надземных частях было гораздо больше в период цветения, чем в конце вегетации, поскольку в период цветения интенсивность жизнедеятельности выше. По мнению Штроммера, эти моносахара имеют корневое происхождение, так как сахар из корня поступает вверх в виде инвертного сахара. Позже, когда опять начинает усиливаться процесс фотосинтеза, отток сахара в корень происходит в виде сахарозы, как и в первый год жизни свеклы.

Итак, на втором году жизни свеклы, в момент, когда возникают розетки листьев, можно ожидать повторения в динамике сахаров той же картины, которая наблюдается при росте молодых листьев

в первый год. Эти розетки и являются главным ассимилирующим органом в течение всей жизни растения, ибо листьев на стеблях возникает меньше, чем на первом году. Стебель второго года и головка первого года по своей морфологии однозначны: головка представляет собой укороченный стебель. Исходя из соотношения сахаров в головке, следует ожидать, что в стеблях должна содержаться преимущественно сахароза. В боковых ветвях будут находиться преимущественно сахара, передвигающиеся от главного стебля, и сахара, ассимилированные листьями. Поэтому в боковых ветвях до цветения и во время цветения может быть больше сахаров, чем в главном стебле. При созревании семян вследствие прекращения тока сахаров количество их в боковых ветвях уменьшается, а сахароза исчезает совсем. В главном стебле как в первый, так и в последний периоды среди прочих сахаров преобладает сахароза, и только во время цветения соотношение сахаров изменяется в пользу моноз. Активность инвертазы, слабая у основания стебля, постепенно повышается и достигает максимума в соцветиях.

Динамика сахаров при распускании цветков у свеклы не исследована, у других растений, например у лилии, с распусканием бутонов нарастает приток в лепестки моносахаров (их особенно много), сахарозы и глюкозидов; максимум содержания моносахаров и сахарозы наступает в момент полного расцветания. Затем количество растворимых сахаров в лепестках резко падает; раньше других, еще до накопления максимума сахаров, убывает концентрация глюкозидов (Corubes, 1936). Аналогичная картина, по-видимому, наблюдается и у свеклы. Так, было подмечено быстрое увеличение осмотического давления (с 30 до 26 *атм*) в тканях основания цветка. После оплодотворения осмотическое давление быстро снижалось, что обусловлено миграцией сахаров.

Маскел и Мезон (Maskell, Mason, 1930) обнаружили быстрое увеличение тока сахаров в семяпочку после оплодотворения хлопка. В пыльце свеклы обнаружены различные сахара и углеводы (Кизель, Рубин, 1929; Товарницкий, 1933[1]) (табл. 168).

Растворимые углеводы в пыльце представлены преимущественно дисахаридами[2]. Моносахара быстро расходуются как энергетический и пластический материал и потому скапливаются в незначительном количестве.

Вопросы динамики сахаров в листьях затронуты в неопубликованной работе В. И. Товарницкого «Химия и биохимия высадков». В опытах Товарницкого высадки одинакового веса (200 *г*) сорта Ивановка Е были высажены 18/IV 1927 г. Данные исследования представлены в табл. 169.

Из таблицы следует, что убыль сухих веществ и сахара в корне

---

[1] В. И. Товарницкий. Химия и биохимия высадков. Рукопись. ВНИС, 1933.

[2] Недавно в пыльце и рыльцах были обнаружены каротиноиды и аскорбиновая кислота, динамика которых свидетельствует о том, что они принимают важное участие в метаболизме при оплодотворении (Петрушина, 1965).

Таблица 168

Содержание сахаров и углеводов в пыльце свеклы

Вещества	По Кизелю и Рубину, 1929		По Штифту	
	1926 г.	1927 г.	1895 г.	1901 г.
Сахароза	4,83	5,34	—	мало
Типа «мальтозы»	4,03	3,36	—	—
Глюкоза	0,85	0,80	—	0
Крахмал и декстрин	—	—	0,89	—
Гемицеллюлоза	7,63	8,29	—	—
Пентозаны	—	—	12,26	7,22
Клетчатка	—	—	28,21	27,95
Жир	4,56	4,33	3,52	5,47
Лецитин	—	1,57	>2,87	—

продолжается до начала завязывания клубочков, т. е. до середины июля. Наибольшая убыль сахара в корне имеет место в период выбрасывания стебля, в данном случае 15/VI. Энергичная трата сахара в корне связана с быстрым развитием листовой массы, несмотря на то, что в этот период в надземной части совершается довольно энергичный фотосинтетический процесс. Накопление сахаров в листьях высадков в это время увеличивается в несколько раз. Однако процесс развития плодоносящей части и мобилизация материалов для образования семян идут или могут идти настолько сильно, что растение не ограничивается только продуктами фотосинтеза и вынуждено довольно продолжительное время использовать внутрен-

Таблица 169

Динамика сахаров в семенных растениях (данные Товарницкого за 1927 г.)

Показатели	Части растения	18/IV	16/V	31/V	15/VI	28/VI	13/VII	27/VII	9/VIII
Вес сырой массы, *г*	корень	200	211	211	217	228	191	266	300
	стебли	— }	10	56	68	170	138	181	247
	листья	— }			168	212	396	108	113
	семена	—	—	—	—	—	—	307	438
Сахароза в % на сырую массу	корень	15,9	13,3	10,1	6,6	6,7	6,4	3,6	7,0
	стебли	— }	0,18	0,26	0,22	0,65	0,65	0,69	0,68
	листья	— }			0,10	0,52	1,33	0,05	0,02
Редуцирующие сахара в % на сырую массу	корень	0,30	0,36	0,48	0,59	0,48	0,64	0,78	0,41
	стебли	— }	2,62	1,03	1,16	1,57	1,26	0,76	0,37
	листья	— }			0,50	0,95	0,88	0,63	0,61
	семена		—	—	—	—	—	0,97	0,70
Вес сухой массы, *г*	корень	47	45	37	33	35	30	35	43
	стебли	— }	2	8	13	38	36	48	67
	листья	— }			24	35	65	19	19
	семена	—	—	—	—	—	—	91	155

ние ресурсы — углеводы корня. Когда процесс образования семян заканчивается и происходит их созревание, картина углеводного обмена резко меняется: растворимые сахара из листьев исчезают и переходят в стебли, а затем в корни. Поэтому содержание сахара в корне после образования семян вновь повышается. Основное передвижение растворимых сахаров совершается в стеблях: в первой половине вегетации из корня в надземную часть, а в конце вегетации — из листьев в корень. Поэтому в стеблях всегда находится довольно значительное количество сахаров. Необходимо отметить, что в конце вегетации в листьях высадков сильно сокращается только содержание сахарозы. В семенах углеводы откладываются в виде запасного крахмала и декстринов; количество этих веществ достигает довольно большой величины; содержание сахаров в этот период падает с 3 до 1%.

Согласно данным В. И. Товарницкого, высадки свеклы летнего посева по динамике и превращению углеводов несколько отличаются от обычных высадков (табл. 170).

Таблица 170

Динамика сахаров в семенных растениях летнего посева (данные Товарницкого за 1928 г.)

Показатели	Части растения	24/IV	11/VI	25/VI	9/VII	23/VII	20/VIII
Вес сырой массы, *г*	корень	108	57	76	75	98	129
	стебли	— }	28	106	74	90	118
	листья	— }			130	71	68
	семена	—	—	—	—	141	248
Вес сухой массы, *г*	корень	16	6	9	11	19	26
	стебли	— }	4	17	19	36	42
	листья	— }			25	15	15
	семена	—	—	—	—	31	85
Содержание сахарозы в % к сырой массе	корень	7,7	3,7	3,8	6,9	9,7	11,9
	стебли	— }	0,24	0,03	1,06	1,14	0,26
	листья	— }			Не обнаружено		—
Содержание редуцирующих сахаров в % к сырой массе	корень	0,26	0,51	0,52	0,38	0,50	0,48
	стебли	— }	0,89	0,79	1,82	2,29	0,75
	листья	— }			0,67	0,77	0,52
	семена	—	—	—	—	1,81	0,67

Количество сахара в корнях летних высадков очень невелико. Однако в начале вегетации этот небольшой запас расходуется на образование розетки листьев. В конце вегетации в корнях накопляется гораздо больше сахара, чем было при посадке. Можно полагать, что фотосинтетический аппарат высадков свеклы летнего посева работает гораздо энергичнее, так как в надземной части накапливается больше углеводов, а передвижение сахаров совершается гораздо скорее, чем у обычных весенних высадков.

Сопоставляя исследования динамики углеводов высадков ве-

сеннего и летнего посевов, можно заключить, что развитие высадков и урожай семян зависят от интенсивности процесса трансформации и подачи сахаров в начале вегетации и от работы фотосинтетического аппарата во второй половине вегетации. Приходится допустить, что рост и развитие высадков и урожай семян не всегда находятся в прямой связи с содержанием сахара в корне, так как при одной и той же урожайности семян бывают чрезвычайно большие индивидуальные колебания в содержании сахара и в весе посадочных корней, и, кроме того, высадки свеклы весеннего посева, имеющие большие вес и сахаристость, дают почти такой же урожай семян, как и высадки свеклы летнего посева. Таким образом, урожай определяется не только количеством энергетического материала (сахара), но, по-видимому, еще и другими факторами, в частности интенсивностью энергетических процессов. Некоторым указанием в отношении напряженности энергетических процессов, происходящих в высадках при их развитии, может служить степень активности ферментного аппарата.

В табл. 171 приведены данные об активности некоторых ферментов у высадков летнего и весеннего посевов.

Таблица 171

Активность ферментов в семенных растениях из корней летнего и весеннего посевов

Дата	Активность ферментов, *см*³				$KMnO_4$ на 1 *г* сухого вещества			
	инвертазы		каталазы		пероксидазы		pH	
	корень	надземная часть	корень	надземная часть	корень	надземная часть	корень	надземная часть
Летний посев								
17/V	34	—	131	—	270	—	6,15	—
11/VI	21	—	134	—	278	—	—	—
1/VII	13	668	136	267	228	—	6,34	6,70
23/VII	11	500	120	272	166	139	6,56	6,39
29/VII	—	565	—	—	40	80	—	—
15/VIII	25	263	57	69	46	31	7,03	6,04
Весенний посев								
17/V	3	—	34	—	70	—	6,60	—
11/VI	7	—	45	—	59	—	—	—
1/VII	4	797	34	214	72	—	6,32	6,55
23/VII	12	550	96	411	104	104	6,82	6,79
29/VII	—	—	—	—	—	—	—	—
15/VIII	—	—	—	—	—	—	—	—

Из табл. 171 следует, что активность каталазы, пероксидазы и инвертазы в корнях высадков летнего посева в 2—4 раза больше,

чем у нормальных высадков. Активность ферментов в надземной части у обеих групп довольно близка. pH корней высадков летнего посева сдвинут в сторону несколько более кислой реакции. Таким образом, у высадков летнего посева действительно существуют потенциальные способности для более интенсивных энергетических процессов.

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ АЗОТИСТЫХ И МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Развитие и рост высадка в начале вегетации идут за счет мобилизации внутренних запасов не только углеводов, но и азотистых и минеральных веществ. Так как превращения и поступление в растения азотистых и минеральных веществ в значительной мере зависят от той среды, в которой вегетируют растения (почва, климат), то эти изменения мы рассмотрим на отдельных примерах.

Данные, которыми мы располагаем, получены на Ивановской селекционной станции (Харьковская область).

Поскольку ход роста высадков представлен выше (см. стр. 99), для характеристики материала и условий роста ограничимся только данными о ходе роста сухой массы корней и надземной части (табл. 172).

Таблица 172

Рост сухой массы корней и надземной части высадков (1925 г.)

Дата	Вес корня, *г*	Прирост, *г*	Относительный прирост	Вес надземной массы, *г*	Относительный прирост
4/V	89	—	—	—	—
15/V	62	—27	—30	9	—
1/VI	58	— 4	— 7	52	508
17/VI	63	+ 5	+8	111	113
20/VII	66	+ 3	+7	220	97
3/VIII	83	+17	+25	343	56
18/VIII	102	+19	+24	450	323

В начале вегетации прирост сухой массы корня характеризуется отрицательной величиной, и только с середины вегетации начинается медленный абсолютный прирост.

Данные табл. 173 показывают, что содержание общего азота в надземной массе свеклы второго года жизни в течение вегетации постепенно снижается; в корнях содержание азота держится примерно на одном уровне. Поступление азота в розетку высадка происходит не только за счет азота почвы, но частично (7—15%) и за счет запасов азотистых веществ корня.

Распределение азота по отдельным частям растения в последние фазы развития показывает, каким образом азотистые вещества по-

ступают в растения и как используются в связи с образованием семян. Во второй половине вегетации содержание азота в стеблях, листьях и семенах (в процентах на сухое вещество) было следующим:

	Листья	Стебли	Семена
		1924 г.	
7/VII	3,3	1,5	2,0
4/VIII	2,9	1,9	3,3
		1925 г.	
3/VIII	3,2	—	2,0
18/VIII	3,1	1,0	2,1
4/IX	2,1	1,5	2,2

Таблица 173

Поступление и содержание азота в семенных растениях сахарной свеклы

Дата	Содержание общего азота в % на сухое вещество		Поступление азота в г на 100 растений	
	корни	надземная часть	корни	надземная часть
		1924 г.		
8/V	0,96	—	37,5	—
28/V	0,83	4,89	34,6	19,5
17/VI	0,91	3,43	32,9	68,7
17/VII	0,83	2,66	40,5	123,6
4/VIII	0,88	2,77	59,1	163,3
20/VIII	0,93	2,56	108,4	197,0
		1925 г.		
4/V	0,98	—	87,8	—
15/V	1,19	—	—	—
1/VI	1,35	4,00	78,2	209,0
17/VI	1,14	3,52	72,2	392,3
2/VII	0,96	3,42	58,7	752,5
20/VII	1,05	1,96	70,0	672,0
3/VIII	0,95	1,42	78,7	—
18/VIII	0,99	—	101,4	—
4/IX	1,05	—	120,1	—

Эти данные показывают, что азотистые вещества переходят из листьев в стебель и дальше в семена, где идут на построение белков, содержание которых в семенах доходит до 20—23%.

Изменения в содержании минеральных веществ в высадках в течение вегетации приведены в табл. 174.

Из данных табл. 174 видно, что содержание золы в корне семенного растения в период от посадки до уборки постепенно увеличи-

Таблица 174

Содержание золы в семенных растениях свеклы

Дата	Содержание золы в % на сухое вещество, 1925 г., корень	надземная часть	Дата	Содержание золы в % на сухое вещество, 1926 г., корень	надземная часть
4/V	2,5	—	10/V	—	—
15/V	4,3	20,5	3/VI	3,2	18,0
1/VI	7,1	20,9	16/VI	4,3	21,0
17/VI	9,1	17,2	30/VI	5,4	18,5
2/VII	7,4	11,7	15/VII	6,0	17,3
20/VII	11,6	10,9	29/VII	5,6	15,7
3/VIII	9,5	9,0	12/VIII	5,1	14,8
18/VIII	10,0	8,8	26/VIII	6,4	13,6

вается, и в отдельных случаях в 5 раз превышает содержание золы в посадочном материале. Накопление золы в надземной части происходит одинаково и в первый, и во второй год жизни, тогда как в корнях на второй год этот процесс резко изменяется.

В течение всего вегетационного периода в корнях семенных растений идет постепенное увеличение относительного и абсолютного содержания золы. При искусственном удалении надземной части высадка зольные элементы, которые должны были мигрировать в стебли, скопляются в корне. Так, в корнях, лишенных ботвы, содержание золы увеличивалось с 2 до 16/VI на 6,6 *г* (2,5%), тогда как в нормальном растении — всего лишь на 2,5 *г* (0,8%). Количество золы в корне в некоторые периоды уменьшается (табл. 174). Основываясь на только что приведенном примере, можно допустить, что в такие периоды энергично растущая надземная часть потребляет так много зольных элементов, что корень не успевает подавать их из почвы и расходует часть своих запасов.

Изменение состава золы корней высадков по периодам вегетации представлено в табл. 175.

Таблица 175

Содержание зольных элементов в корне семенных растений сахарной свеклы

Дата	Содержание зольных элементов в % от общего количества золы							
	CaO	MnO	R_2O_3	Fe_2O_3	P_2O_5	H_2O_4	K_2O	Na_2O
16/VI	10,29	6,87	8,16	1,68	5,92	1,86	19,14	12,24
15/VII	8,61	6,86	5,78	1,10	3,00	2,02	14,04	8,53
22/VIII	5,56	5,90	7,02	1,97	2,23	—	17,73	12,31
9/IX	7,51	9,30	7,49	2,27	2,40	3,54	23,65	18,64

По мере развития растений в общем запасе золы корня происходит следующая перегруппировка элементов: 1) содержание кальция и магния уменьшается в первой половине вегетации и снова возрастает во второй половине; 2) содержание фосфорной кислоты все время уменьшается; 3) содержание щелочей и железа, уменьшаясь несколько в начале вегетационного периода, затем резко возрастает; 4) содержание серы все время увеличивается. Таким образом, в те моменты роста надземной массы, когда корень теряет основную массу углеводов для построения новых тканей, происходит изменение в зольном составе как в абсолютных количествах, так и в соотношениях за счет пока не известных частей золы.

В золе высадков содержится много марганца.

Динамика фосфора в семенных растениях аналогична динамике азота. Содержание фосфорной кислоты в корнях колеблется в течение вегетации; в надземной массе оно постепенно снижается. В начале вегетации фосфорная кислота мигрирует из корня в надземную часть (табл. 176).

Таблица 176

Содержание фосфора в семенных растениях сахарной свеклы

Дата	Содержание P_2O_5 в % на сухой вес		Дата	Содержание P_2O_5 в % на сухой вес	
	корни	надземная часть		корни	надземная часть
	1924 г.			1925 г.	
8/V	0,09	—	4/V	0,21	—
28/V	0,10	1,52	15/V	0,19	—
17/VI	0,17	1,44	1/VI	0,18	0,89
7/VII	0,13	0,71	17/VI	0,16	0,87
4/VIII	0,21	0,61	2/VII	0,16	0,67
20/VIII	0,24	0,50	20/VII	0,13	0,53
			3/VIII	0,15	—
			18/VIII	0,13	—
			4/IX	0,16	—

В условиях влажного 1925 г. убыль фосфорной кислоты в корнях высадков в первой половине вегетации проявилась особенно резко в связи с пышным развитием надземной массы.

Это свидетельствует о важной роли фосфорной кислоты в построении надземной массы и о путях, которыми растение из-за слабой мобилизации фосфорной кислоты в почве старается покрыть недостаток в этом важном элементе питания.

Содержание калия изменяется иначе, чем содержание фосфора и азота. Доля калия в корнях семенных растений все время увеличивается (у свеклы первого года уменьшается). В надземных частях растений отмечается та же общая закономерная тенденция к постепенному снижению содержания калия. При повышении кон-

центрации калия в почвенном растворе содержание его в растениях свеклы резко возрастает. Во влажные периоды (17/VI, 20/VII и 18/VIII) в ботве содержалось больше калия и фосфора (табл. 177).

Таблица 177

Содержание калия в высадках в течение вегетации

Содержание калия в % на сухой вес					
1924 г.			1925 г.		
дата	корни	надземная часть	дата	корни	надземная часть
8/V	0,56	—	4/V	0,65	—
28/V	0,67	3,30	15/V	0,94	—
17/VI	0,84	2,66	1/VI	1,22	3,61
7/VII	0,89	2,52	17/VI	1,69	2,87
4/VIII	0,89	2,26	2/VII	1,72	2,22
20/VIII	1,01	1,78	20/VII	2,00	2,19
			3/VIII	1,85	2,14
			18/VIII	1,79	—
			4/IX	1,98	—

Результаты этих наблюдений, а также наблюдения Андрлика, Урбана и Станека (Andrlik, Urban, Staněk, 1906—1907) в Западной Европе (табл. 178) можно резюмировать следующим образом.

В I период развития высадков — от посадки до выбрасывания стрелки — заметного прироста сухой массы не происходит. Содержание сахара уменьшается. Часть сухих веществ корня идет на образование надземных органов, часть — на построение корневой системы. Уменьшается содержание в корне азота и фосфорной кислоты; содержание калия, напротив, увеличивается. Уже в это время большую часть питательных веществ высадки поглощают из почвы.

II период — от выбрасывания стрелки до полного развития — характеризуется бурным развитием надземной массы, большим приростом сухих веществ и энергичным поглощением питательных веществ из почвы. Прирост сухих веществ составляет 121 *г*, т. е. вдвое превосходит первоначальный вес сухих веществ. Сильно возрастает поступление зольных элементов, причем на долю надземной части приходится 80—85% от всего прироста.

В III период — до цветения — продолжаются усиленный рост и развитие высадков. Прирост сухих веществ идет преимущественно за счет листьев и клубочков. Продолжается увеличение содержания калия до 8,89 *г*, фосфорной кислоты до 2,18 *г* и азота до 7,14 *г*. Все эти вещества накапливаются преимущественно в клубочках.

В IV период — до образования семян — продолжается прирост сухих веществ в клубочках. Поступление минеральных веществ выражено слабее, поступление азота почти полностью прекращается.

В V период идет созревание семян. В это время почти нет при-

Содержание азота в семенных растениях сахарной свеклы (по Andrlik, Urban, Staněk, 1906—1907)

Части растений	Период развития	Дата учета	Вес сырой массы, г	Сухого вещества	Сахарозы	Моносахаров	Золы	K_2O	P_2O_5	Общий азот	Белковый азот	Аммиачный и амидный азот	Других азотистых веществ	Содержание в г на одно растение			
														K_2O	P_2O_5	общий азот	белковый азот
Корни	I	27/III	358	25,7	18,3	0,21	0,81	0,19	0,05	0,20	0,12	0,013	0,068	0,68	0,17	0,70	0,42
Корни		29/V	348	16,8	9,3	0,15	0,98	0,25	0,04	0,15	0,08	0,011	0,056	0,87	0,15	0,51	0,28
Листья			500	9,8	0,2	0,70	2,47	0,55	0,14	0,40	0,32	0,011	0,068	2,76	0,70	1,98	1,58
Корни	II	15/VI	440	16,5	6,9	0,17	1,42	0,39	0,05	0,19	0,08	0,011	0,090	1,48	0,22	0,81	0,37
Листья			538	13,0	0,3	0,55	3,00	0,61	0,16	0,61	0,50	0,011	0,100	3,27	0,84	3,28	2,68
Стебли			425	17,5	1,6	1,47	2,28	0,55	0,12	0,29	0,20	0,019	0,077	2,34	0,49	1,24	0,83
Корни	III	15/VII	452	14,8	5,6	0,22	1,41	0,40	0,06	0,16	0,07	0,006	0,069	1,69	0,29	0,71	0,32
Листья и семена . .			863	18,9	0,5	0,43	3,35	0,55	0,17	0,61	0,48	0,024	0,111	4,74	1,44	5,26	4,10
Стебли			463	23,6	0,7	0,88	2,71	0,53	0,10	0,25	0,19	0,100	0,052	2,46	0,45	1,17	0,88
Корни	IV	31/VII	473	15,3	4,8	0,23	1,71	0,40	0,05	0,16	0,11	0,007	0,049	1,87	0,24	0,78	0,51
Листья и семена . .			830	27,7	0,2	0,90	4,54	0,82	0,26	0,70	0,57	0,010	0,120	5,15	2,16	5,78	4,70
Стебли			461	25,6	0,6	0,19	2,87	0,68	0,06	0,25	0,21	0,008	0,051	3,14	0,28	1,17	0,96
Корни	V	15/VIII	476	14,8	4,8	0,32	1,80	0,43	0,04	0,17	0,10	0,006	0,071	2,07	0,23	0,83	0,46
Стебли			153	96,7	0,8	0,25	13,33	2,29	0,31	1,20	0,87	0,040	0,285	3,50	0,47	1,83	1,33
Листья			66	89,3	0,2	следы	38,08	1,73	0,55	1,77	1,39	0,045	0,340	1,14	0,36	1,17	0,92
Семена			188	86,6	0,6	0,15	6,34	1,06	0,85	1,87	1,48	0,040	0,388	2,00	1,56	3,51	2,78

роста сухой массы, и поступление питательных веществ прекращается.

Количество питательных веществ, поглощенных семенными растениями по периодам развития, было следующим (в миллиграммах за один день):

	K_2O	N	P_2O_5
I	48	22	11
II	204	167	41
III	86	86	30
IV	53	24	24

Больше всего высадки поглощают калия, затем азота и меньше всего — фосфорной кислоты; наибольшее поступление всех питательных веществ в высадки приходится на II период развития (с момента выбрасывания стрелки до полного развития куста).

Данные табл. 178 показывают превращение форм азота в течение вегетации. При посадке корень богат как общим, так и белковым азотом и растворимыми его формами. В I период роста белковый азот корня убывает за счет гидролиза и передвижения в надземную часть, только к концу вегетации содержание белкового азота начинает увеличиваться, но первоначального содержания уже не достигает. Содержание растворимых форм азота также убывает в первые периоды развития, и только в V период, когда, по-видимому, идет распад азотистых соединений в листьях, а созревание семян заканчивается, количество азота в корнях вновь начинает увеличиваться.

Максимум белкового азота накапливается в стеблях и листьях в IV период развития. В V период количество белкового азота уже значительно уменьшается. В соответствии с этим в стеблях и корнях увеличивается содержание растворимых фракций азота.

Увеличение содержания азота в IV период связано с образованием цветков. При распускании цветков в них поступают азот и минеральные вещества.

Интересны данные о содержании азота и минеральных веществ в пыльце цветков сахарной свеклы (табл. 179).

В составе азотистых веществ пыльцы обнаружено большое количество бетаина (2,96% на сухое вещество). Бетаин представляет довольно специфическое для свеклы азотистое основание, обнаруженное во всех частях растения: в клубочках — 0,9—1,15%, в корнях — 0,95—1,2%, в листьях — 2,62% (Staněk, Domin, 1910). Физиологическая роль его еще недостаточна ясна. После оплодотворения следует ожидать быстрого переключения тока веществ в направлении к зародышу.

Проследить судьбу растворимых фракций азота высадочного корня ставили своей задачей Шульце и Урих (Schultze, Urich, 1897). Опыты проводились в песчаных культурах без внесения удобрений. В этих опытах содержание амидного азота в растениях составляло при посадке 0,067—0,087%, при уборке 0,021—0,034%, а убыль —

Таблица 179

Содержание азота и минеральных веществ в пыльце цветков

Вещества	Содержание в % на сухое вещество			
	по Кизелю и и Рубину (1929)		по Штифту	
	1926 г.	1927 г.	1895 г.	1901 г.
Общий азот	5,25	5,61	3,14	3,60
Белковый азот	3,55	4,15	2,70	2,65
Небелковый азот	1,70	1,46	0,44	0,94
Аммиачный азот (триметиламин)	—	—	0,44*	0,12
Азот оснований	—	—	0,0	0,14
Азот аминокислый	—	—	0,0	0,40
Неизвестные соединения	—	—	0,0	0,28
Зола	7,26	6,02	9,18	7,13

* По Кизелю, это продукт превращения бетаина, возникший в процессе анализа; в свежей пыльце его нет. Кизелем были также обнаружены гептаказан $C_{27}H_{56}$ и гентриокаптан $C_{31}H_{64}$.

0,046—0,053%. Надземная часть высадков содержала в среднем 0,048% амидного азота на сухое вещество. Подсчеты показали, что из 0,5 *г* амидного азота, потерянного корнем, в наземной части оказалось всего 0,048 *г*; несомненно, что остальная часть пошла на образование белков. Содержание белков в корнях при посадке и уборке не изменилось. Более детальный анализ, проведенный авторами, дал следующие результаты (в процентах на сухое вещество):

	При посадке	При уборке
Азот глютамина и аспарагина	0,452	0,097
Азот бетаина	0,023	0,008
Азот амидов	0,026	0,003

Отдельно было изучено поведение нитратного азота. Известно, что у свеклы первого года происходит значительное накопление нитратов. О судьбе этих нитратов на втором году жизни никаких указаний не имелось. Анализы, сделанные Шульце и Урихом, показали, что значительная часть нитратов корня свеклы на втором году тоже мигрирует в надземную часть, где служит для образования различных азотистых веществ.

Установлено, что при посадке в корнях высадков содержится 2,18—2,70 *г* азота (0,217—0,288%), при уборке оказалось 1,43—2,45 *г* (0,156—0,193%). Следовательно, убыль составила 0,37—0,86 *г*.

В надземной части растений обнаружено мало нитратов, до 0,17% на сухое вещество. Подсчеты показали, что до 24% общего азота надземной части могло образоваться за счет азота нитратов корня. Авторы считают установленным, что из азотистых веществ свекловичного корня на втором году жизни в надземную часть миг-

рируют глютамин, аспарагин, бетаин, нитраты. Как видим, так называемому «вредному азоту» сахарной свеклы на втором году жизни принадлежит важная физиологическая роль.

Изучение превращений азотистых и минеральных веществ начато давно целым рядом авторов (Strohmer, Briem, Stift, 1892; Remy, Rösing, 1907; Wagner, 1932). Принципиально нового по сравнению с вышеизложенным в этих исследованиях мало. Представляют интерес предложенные Реми и Рессингом (Remy, Rösing, 1907) расчеты выносов питательных веществ при урожаях высадочных семян — 40 центнеров (табл. 180).

Таблица 180

Суточный вынос питательных вещест семенными растениями

Дата	Число дней	Вынос в *г* на 1 *га*				
		азота	калия	фосфорной кислоты	извести	магния
27/III—18/VI	83	952	970	213	321	225
18/VI—17/VII	29	1270	2542	713	771	549
17/VII—27/VIII	41	1783	2793	596	1291	570
Среднее за день	—	1017	1756	410	666	376

При этом общий вынос отдельных питательных веществ за вегетацию в *кг/га* будет следующим:

Азота	158
Калия	272
Фосфорной кислоты . .	64
Извести	104
Магния	59

ЛИТЕРАТУРА

Данилова Г. А., Бунин В. М. ДАН СССР, 1954, **95**; 2. Данилова Г. А., Потатуева. Удобрение и урожай, 1957, 2. Кизель А. Р. и Рубин Б. А. Журн. сах. пром., 1929, **3**, 2—3. Маринчик А. Ф. Сб. «Вопр. физиол. биохим. и анат. сах. свеклы», **XXXV**. Киев, 1957. Опарин А. И. и Шапиро Е. О. Биохимия, 1936, **I**, I. Петрушина М. П. Гистохимия репродуктивных органов. Автореф. канд. дисс. Киев, 1965. Филатова Т. А., Табенцкий А. А. Научн. зап. по сах. пром. ВНИС, 1938, 1—2. Штромер Ф. Вестн. сах. пром. 1908, 44—50. Andrlik K., Urban J., Staněk V. Oester.— Ungar. Zúckerind. und Landwirt., 1906—1907, **XXXI**, 6. Claassen H. Ztschr. des Vereins der Deutsch. Zuckerind., 1894, **XLIV**. Colin H. Bull. de l'Assoc des Chemistes, 1915, **XXXIII**, 1—3. Corubes R. Comptes rendues de l'Academie de Siences C.k.m., 1936, **203**, 23. Maskell Mason. Ann. of Bot., 1930, **IV**. Proskowetz E. Ztschr. der Wirtschaftsgruppe Zuckerind, 1887, **37**. Ruland W. Ztschr. der Vereins der Deutsch. Zuckerind., 1912, **LXII**. Schultze E., Urich A. Landwirt. Versuchs., 1897, **XX**. Staněk V., Domin K. Ztschr. Zuckerind. in Bohemen, 1910, **XXXIV**. Stoklasa J., Jellinek J., Vitec E. Ztschr. für Zuckerind., 1902—1903. Strohmer F., Stift A. Öester.—Ungar. Ztschr. Zuckerind. und Landwirt., 1903. Strohmer F., Briem H., Stift A. Öester. Ungar Ztschr. für Zuckerind. und Landwirt., 1892, **21**. Remy, Rösing. Fühlings Landwirt, Zeitung, 1907, 56. Wagner H. Ztschr. Pflanzenernährung, Dünger und Bodenkunde, 1932, **XXV**, 3—4

ПУТИ ДАЛЬНЕЙШЕГО ПОВЫШЕНИЯ САХАРИСТОСТИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

В 20-х годах настоящего столетия в западноевропейской литературе был поднят вопрос о существовании физиологического предела сахаристости свеклы. Поводом для этого послужило то, что успехи в повышении содержания сахара при селекции свеклы в это время оказались очень незначительными. Многие исследователи пришли к мысли, что у сахаристых сортов свеклы содержание сахара достигает предела и дальнейшая селекция уже не может дать ощутимого результата. Сторонники этих взглядов утверждали, что предел дальнейшему повышению сахаристости кладет чрезвычайно высокое осмотическое давление, которого не могут выдержать стенки клеток корня. По мнению исследователей, на это указывает появление в клетках корня крахмала, который, как известно, способствует снижению осмотического давления клеточного сока. О крахмале в корне упоминает ряд авторов. Особенно много крахмала содержит Мангольд; много его и в корнях у диких форм *Beta vulgaris*. Поскольку содержание сахаров у мангольдов и диких видов свеклы вдвое и втрое меньше, чем у сахарной свеклы, возникало противоречие с установившимся к тому времени мнением, что крахмал образуется в клетке в результате избытка сахаров. Вопрос осложнялся еще тем, что крахмал может возникать в отдельных клетках специфических тканей. Так, Т. А. Филатова и А. А. Табенцкий (1938) обнаружили значительное количество крахмала под точкой роста и во всем корне у готовящихся выйти в стрелку яровизированных растений, выросших при дополнительном освещении. Это специфическая реакция, ибо перед выходом в стрелку в растении содержится меньше сахаров, чем обычно. С. Е. Гомоляко и Т. А. Филатова установили наличие лейкопластов в различных корнях свеклы (Гомоляко, 1954). Это показало, что в растениях существуют потенциальные возможности отложения крахмала. В опытах И. Ротмистрова (1929) при подсушивании корней содержание сахарозы повышалось до 40%, и появлялся крахмал или его дериваты. Экспериментальная разработка вопроса о пределе сахаронакопле-

ния, проведенная Ф. Ф. Мацковым (1930), не дала определенного результата, но позволила автору заключить, что вследствие высокой активности мальтазы и амилазы и незначительного содержания крахмала в корне конденсирующая способность корня используется не полностью.

На Ивановской станции зарегистрированы отдельные корни с сахаристостью 27%; еще выше сахаристость некоторых корней в Мексике. Если такая высокая сахаристость может быть в среднем во всем корне, то в отдельных тканях содержание сахара должно быть еще выше, так как сахар распределен неравномерно. В годы с очень затяжной теплой осенью сахаристость свеклы значительно возрастает. О том, что клетки могут выдерживать большую концентрацию сахара, чем бывает в современных сортах свеклы, свидетельствует высокое содержание сахара в некоторых нектарниках, богатых флоэмой. Так, нектарники *Euphorbia* и *Abutilon* могут содержать до 50—60% сахара (Arnie, цит по Esau и др., 1957). Все это показывает, что говорить о «физиологическом» пределе сахаристости по крайней мере преждевременно.

Уровень сахаристости того или иного сорта в основном определяется физиологическими особенностями тканей корня и развитием листового аппарата, обеспечивающего реализацию способности корня накапливать сахара.

В связи с этим дальнейшее повышение сахаристости можно осуществить двумя способами: путем реализации потенциальной способности сорта накапливать сахара в конкретных условиях культуры и путем выведения форм свеклы с более высокой сахаристостью корня.

Реализация потенциальной способности свеклы накапливать сахар может быть достигнута только при возделывании культуры в благоприятных внешних условиях, способствующих оптимальному соотношению роста отдельных органов и тканей корня. Выяснение таких оптимальных условий культуры сорта составляет задачу агротехники, владеющей способами регулирования снабжения растения водой и элементами почвенного и воздушного питания.

Кроме рационального удобрения существует и ряд физиологических методов повышения сахаристости. Так, воздействием физиологически активных веществ можно повысить сахаристость. Например, обработка гидразидом малеиновой кислоты (ГМК) — ингибитором естественных ростовых гормонов, сопровождается угнетением активно растущих участков и прекращением митотического деления. В связи с этим ток пластических веществ из растущих зон направляется в запасающие органы. Зарубежные исследователи (Minkelson, 1952) на богатых перегноем почвах наблюдали повышение отношения корни : ботва и увеличение сахаристости до 1%, а сбора сахара — до 30%.

В СССР, как показали работы Н. Д. Васько и А. И. Федорова (Васько, 1940), есть значительные районы, в которых сахаристость свеклы понижена на 1—4% (Веселый Подол, Згуровка, Антонины,

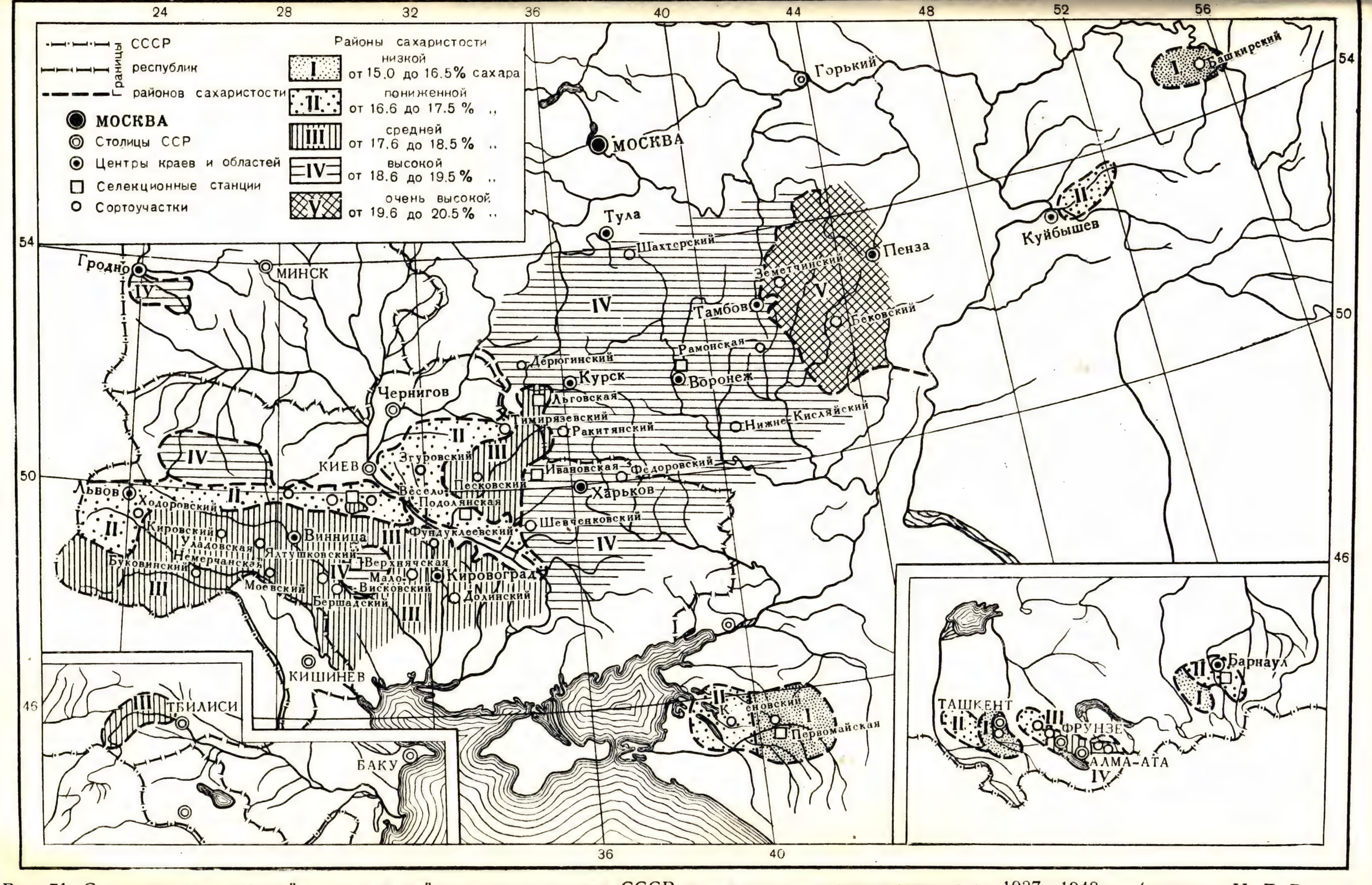


Рис. 71. Сахаристость сахарной свеклы в районах свеклосеяния СССР по данным сортоиспытания за 1937—1948 гг. (составил Н. Д. Васько)

Узбекская ССР) (рис. 71). Ближайшая и ответственная задача агрохимиков и агротехников заключается в том, чтобы и в этих районах соответствующими условиями культуры добиться максимального повышения сахаристости. В связи с этим необходимо разработать программу опытов, которые следует проводить не только в районах с пониженной сахаристостью, но и в районах с повышенной сахаристостью для того, чтобы таким путем выявить максимальные возможности накопления сахара в корне сахарной свеклы.

ПРОДВИЖЕНИЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ В НОВЫЕ РАЙОНЫ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ

Продвижение свеклы в новые для нее климатические районы и, в частности, на север вызвано увеличением потребления сахара. Исследование продвижения посевов сахарной свеклы на север является вкладом лаборатории физиологии ВНИС в дело развития земледелия в северных районах нашей страны.

В 1931—1933 гг. были организованы разведочные опыты в Вологде, Котласе и в ряде пунктов вдоль линии Киров — Пермь. Опыты, поставленные в Кирове, показали, что на севере с увеличением продолжительности дневного освещения вес и сахаристость корня повышаются. Если при 12-часовой освещенности вес корня равен 200 *г*, то на длинном северном дне он составляет 390 *г* при сахаристости 14—16%. На основании этих исследований в конце 30-х годов в колхозах северных районов началось внедрение культуры сахарной свеклы (Толмачев, Ильинский, 1934). Изучение культуры свеклы в новом для нее районе проводилось в Узбекистане во время Отечественной войны И. Ф. Бузановым с группой сотрудников (А. А. Поповой, К. А. и В. А. Маковецкими, С. С. Сербиным, Х. П. Починком, А. С. Мельником, Л. П. Халабудой, С. Е. Гомоляко, А. Е. Максимовичем, А. Ф. Маринчик, А. И. Бахир, Е. В. Бельской, Л. Т. Карачевской, И. С. Хижинским, Т. С. Орловой, Т. Ф. Гринько, П. А. Дубининым, В. Ивановой и др.). Работы были предприняты потому, что в условиях Узбекистана произошло понижение сахаристости сахарной свеклы. После войны широкие исследования влияния климата проводились во многих новых районах свеклосеяния.

Чтобы отделить влияние климата от сопровождающего воздействия почвы и осадков, опыты ставили в вегетационных сосудах с песком, которые набивали в Киеве, добавляли одинаковую питательную смесь, а затем развозили по разным пунктам. Посев и уборка во всех пунктах производились в один день, поливали растения дистиллированной водой. Таким образом, различный рост свеклы обусловливался только разными климатическими условиями: длиной дня, качеством света, температурой и относительной влажностью воздуха.

Радиационный режим некоторых пунктов исследования характеризуют данные, приведенные в табл. 181, термический режим — данные табл. 182.

Таблица 181

Радиационный режим (по Бузанову, 1960)

Показатели	Сезон	Ленинград	Киров	Киев	Одесса
Суммарная радиация, *ккал/см²*	весна	26,5	26,5	32,0	34,0
	лето	37,0	36,0	43,0	50,0
	осень	9,0	9,0	17,0	19,0
Радиационный баланс, *ккал/см²*	весна	8,0	8,0	14,0	18,0
	лето	22,0	22,5	24,0	27,0
	осень	0	1,0	4,5	6,0
Альбедо, %	весна	35,0	37,0	25,0	20,0
	лето	17,0	15,0	20,0	20,0
	осень	20,0	25,0	20,0	20,0

На юге суммарная интенсивность радиации выше; рассеянная радиация, зависящая от облачности, весной больше на севере, в остальных пунктах она варьирует мало.

В северных районах свекла образует розетку из широких листьев, суммарная поверхность листовых пластинок у них большая, черешки длинные, торчащие, число листьев меньше, чем на юге, а долговечность их больше. В южных климатических зонах формируются растения с большим числом более мелких листьев, сидящих на сравнительно коротких черешках. Общая площадь ассимиляционной ткани у свеклы в южных районах меньше. В северных климатических условиях при недостатке тепла и преобладании рассеянного света окраска листьев темно-зеленая; в южных — при обилии тепла и света листья окрашены в светло-зеленый цвет.

С изменением климата с севера на юг анатомическое строение листьев приобретает признаки ксероморфизма: увеличивается толщина эпидермиса, палисадной и губчатой паренхимы и всего листа, увеличивается число слоев палисадной паренхимы, число устьиц

Таблица 182

Термический режим (по Бузанову, 1960)

Месяцы	Средние месячные температуры, °С						
	Ленинград	Киров	Киев	Одесса	Алма-Ата	Ташкент	Бийск
Май	9,5	10,0	14,8	15,2	11,1	19,9	11,1
Июнь	14,6	14,9	17,4	19,2	17,2	24,7	17,2
Июль	17,5	18,1	19,3	22,1	19,3	26,8	19,3
Август	15,5	14,9	18,2	21,4	16,8	24,6	16,8
Сентябрь	10,6	8,7	13,4	16,3	10,7	19,1	10,7
Октябрь	4,7	1,2	7,3	10,7	1,5	12,1	1,5

и сеть жилок на единицу поверхности, уменьшается диаметр клеток мезофилла и оксалатный коэффициент; интенсивнее протекает изменение структуры хлорофиллов от молодых фаз к старым. Соответственно изменяется и структура корня: увеличивается число колец сосудисто-волокнистых пучков и уменьшается величина клеток межкольцевой паренхимы.

Эти признаки северных и южных растений свеклы имеют явно приспособительный характер. На севере вследствие значительной интенсивности рассеянной радиации, преобладания длинноволновой части спектра и относительно высокой влажности воздуха усиливаются ростовые процессы и, в частности, рост листьев и их долговечность; на юге появление ксероморфной структуры, уменьшение листовой поверхности, частая смена листьев, повышенная транспирация и т. д. способствуют продуктивному использованию повышенной температуры и радиации. Эти особенности позволяют растениям в разных зонах образовывать корни с соответствующим запасом сахара.

Несмотря на то что на севере фотосинтетический день очень длинный, а листовой аппарат развит хорошо, вес корня, сахаристость и содержание сахара в корне у северных растений свеклы значительно меньше, чем на юге. Даже сахаристость головок на юге выше (табл. 183). В среднем с каждым градусом широты сахаристость изменяется на 0,10%, а вес корня — на 7—5%.

Таблица 183

Вес корня и сахаристость свеклы в различных географических пунктах (1946, 1947, 1950 гг.) (по Бузанову, 1960)

Пункты	Широта	Годы	Вес, г			Содержание сахара в корне		Содержание сахара в головке, %
			растения	корня	листьев	%	г	
Киров	58° 36′	1946	397	201	196	15,9	31,9	13,7
		1947	347	142	205	12,7	18,0	7,9
Бийск	52° 41′	1946	407	213	194	16,2	34,5	13,0
		1947	591	251	340	16,5	41,4	13,6
Киев	50° 26′	1946	477	342	135	16,8	57,5	14,0
		1947	528	385	143	16,6	63,9	13,6
Алма-Ата	43° 15′	1946	481	370	111	16,4	60,7	14,4
		1947	722	580	142	17,2	99,6	13,8
Ташкент	41° 21′	1946	541	489	52	17,7	86,5	15,9
		1947	789	654	135	18,3	130,0	16,0
Пушкин	59° 44′	1950	617	316	301	16,5	52,2	—
Киев	50° 26′	1950	621	383	238	17,0	65,2	—
Одесса	46° 28′	1950	760	564	196	19,4	109,1	—

Чтобы вычленить влияние длины дня, в Киеве был поставлен вегетационный опыт, в котором растения содержали при освещении, соответствующем длине дня в Киеве, Ташкенте и Кирове (табл. 184,

Таблица 184

Изменение веса корня, сахаристости и продуктивности свеклы с продвижением культуры с севера на юг

Пункт	Изменение продуктивности с продвижением на 1° широты		
	вес корня, *г*	вес листьев, *г*	содержание сахаров, %
Киров — Ташкент	20,2	— 6,1	0,16
Киров — Киев	8,5	— 3,4	0,22
Бийск — Ташкент	23,6	—17,5	0,19
Киев — Ташкент	26,0	— 4,2	0,16
Пушкино — Одесса	18,8	— 7,9	0,22
Среднее	20,4	—1,4	0,19

185). Величина и сахаристость корней в этих опытах были пропорциональны длине дня, тогда как в природе бывает наоборот. Таким образом, условия юга с избытком компенсируют уменьшение фотосинтетического дня. Интенсивность фотосинтеза, определенная по приросту сухого вещества (в *мг* на 100 *см*^{2}/*ч*), у листьев с приостановленным оттоком существенно выше в южных пунктах:

	Широта	Утро	Полдень	Послеполуденные часы
Пушкино	(59°44′)	14	29	28
Киев	(50°28′)	25	34	30
Одесса	(46°28′)	27	70	51

При определении, проведенном в одинаковых условиях в Киеве, интенсивность дыхания растений, выросших в Одессе, оказалась ниже, чем у растений, выросших в Пушкине (табл. 186). Следова-

Таблица 185

Вес и сахаристость свеклы в зависимости от продолжительности освещения (по Бузанову, 1960)

Сорт	Подвижный фотопериод по типу	Сумма часов с 7/V по 17/X	Вес, *г*			Содержание сахара в корне	
			всего растения	корня	листьев	%	*г*
И 305	Кирова	2359	994	843	150	17,4	147,1
	Киева	2209	814	672	142	16,8	113,0
	Ташкента	2108	739	596	143	16,1	95,7
КВП 98	Кирова	2359	987	794	194	18,9	150,0
	Киева	2209	866	647	219	18,7	121,0
	Ташкента	2108	778	575	203	18,3	105,2

Таблица 186

Интенсивность дыхания сахарной свеклы, вегетирующей в разных климатических условиях (в *см*³ на 1 *г* свежего веса в 1 *ч*)

Органы растений	Пушкино			Одесса		
	поглощение O_2	выделение CO_2	$\frac{CO_2}{O_2}$	поглощение O_2	выделение CO_2	$\frac{CO_2}{O_2}$
Молодые листья	281	265	0,84	194	190	0,97
Взрослые листья	185	156	0,84	104	94	0,90
Черешки	47	39	0,83	55	47	0,85
Корень	23	24	1,01	15	—	—
Корневая система	78	82	1,05	44	59	1,24

тельно, фактор, определяющий урожай — отношение интенсивности фотосинтеза и интенсивности дыхания, — на юге значительно больше.

Особенности климата оказывают существенное влияние на поступление зольных элементов в растения — к югу оно возрастает. При этом в листьях количество калия, натрия, магния и марганца уменьшается, а кальция, фосфора, хлора и серы увеличивается. В головке и корне количество этих элементов изменяется в том же направлении, но в иных соотношениях (табл. 187).

Таблица 187

Содержание минеральных элементов в свекле, выросшей в разных климатических условиях

Год	Пункты	Содержание в % на сухое вещество								
		K_2O	Na_2O	MgO	CaO	Fe_2O_3	P_2O_5	Cl	SO_4	MnO
						Листья				
1947	Киров	3,81	2,70	1,92	2,05	0,063	0,430	0,30	1,00	0,067
	Ташкент	2,78	2,11	1,50	3,05	0,066	1,240	1,02	1,64	0,041
						Головки				
	Киров	2,78	0,18	0,69	1,21	0,034	0,340	0,12	0,52	0,040
	Ташкент	2,40	0,14	0,42	—	0,040	0,840	0,33	0,73	0,044
						Корни				
	Киров	3,28	0,12	0,69	1,20	0,034	0,450	0,12	0,51	0,042
	Ташкент	2,85	0,09	0,56	2,05	0,056	1,210	0,20	0,73	0,050
						Корни				
1948	Бийск	4,36	0,32	0,86	0,77	0,042	0,89	0,19	0,74	0,017
	Киев	3,63	0,24	0,85	1,14	0,060	0,99	0,26	0,84	0,024
	Ташкент	3,48	0,27	0,82	1,22	0,069	1,09	0,52	1,09	0,031

Калий и фосфор примерно одинаково распределяются во всех органах, но натрия значительно больше в листьях, чем в головке и корнях. Анионов серной кислоты и хлора во всем растении содержится больше, но в листьях их сравнительно мало.

Отношение суммы одновалентных катионов K^+ к сумме двухвалентных $Ca+Mg$ в листьях северной популяции сахарной свеклы равно 1,2, а в листьях южной популяции только 0,7; отношение Ca к Mg к югу увеличивается. В соответствии с повышенным поступлением одновалентных катионов на севере в растениях образуется больше органических кислот.

Данные о содержании органических кислот в переводе на щавелевую кислоту в корнях свеклы в трех разных пунктах выглядят следующим образом:

	1945 г.	1946 г.	1947 г.
Киров	1,63	1,10	1,27
Киев	1,34	0,90	0,93
Ташкент . . .	1,30	0,84	0,68

Полученные результаты позволили И. Ф. Бузанову (1960) прийти к заключению об избирательном поглощении минеральных элементов в разных климатических пунктах. Уменьшение содержания органических кислот к югу является следствием приспособительного изменения обмена веществ в конкретных местных климатических условиях.

В северных и южных условиях белок синтезируется в разном количестве и имеет разный качественный состав (табл. 188). А от количества и состава живого вещества зависит и количество сахара, синтезированного 1 *г М* вещества (табл. 189).

Таблица 188

Соотношение азота, фосфора и серы в белках корней в разном климате

Годы	Пункты	Содержание в *мг* на 100 *г* белка		
		азота	фосфора	серы
1947	Киров	100	8,3	5,6
	Ташкент	100	15,6	8,5
1948	Пушкин	100	16,3	10,2
	Одесса	100	18,5	15,2
	Бийск	100	13,3	9,9
	Ташкент	100	17,1	15,3

Полученные результаты свидетельствуют о большей пластичности свеклы, позволяющей получать высокий урожай и сахаристость до 16—17% в широком климатическом ареале. Однако более высокий урожай и более высокая сахаристость при достаточном коли-

Таблица 189

Содержание сахара в зависимости от состава живого вещества растения в разном климате (по Бузанову, 1960)

Пункты	Широта	Количество сахара в г, образованного в 1 г активного живого вещества растения		
		1945 г.	1947 г.	1950 г.
Киров	58°36′	1,09	0,35	—
Киев	50°26′	1,41	0,97	0,77
Ташкент	41°21′	1,75	1,25	—
Пушкин	59°44′	—	—	0,69
Одесса	46°28′	—	—	1,26

честве влаги возможны в южных зонах, в том числе и в Узбекистане, при соответствующих мелиоративных мероприятиях.

При передвижении в горы состав и свойства сахарной свеклы изменяются примерно так же, как при передвижении на север.

Колебания по годам температурного режима и длины вегетационного периода, условий инсоляции и относительной влажности воздуха также оказывают влияние на урожай и качество сахарной свеклы. Для примера можно привести результаты 22-летнего вегетационного опыта Бернбургской опытной станции (Krüger, Wimmer, 1927). Опыт проводился с 1904 по 1925 г. в торфо-песчаных культурах (6% торфа по весу песка). В сосуды ежегодно вносили одинаковые удобрения и высевали семена однородного происхождения, но каждый раз нового урожая. Влажность торфо-песчаной смеси во все годы опыта поддерживали на одном уровне. Таким образом, в этом опыте различия в урожае и химическом составе корней сахарной свеклы обусловливались главным образом условиями температуры, инсоляции и относительной влажности воздуха вегетационного периода года. Результаты этого вегетационного опыта показывают, что колебания рассматриваемых климатических факторов по годам могут вызвать весьма значительные изменения урожая и химического состава корней сахарной свеклы (табл. 190).

Следует отметить, что в вегетационном опыте Бернбургской опытной станции в благоприятные для роста сахарной свеклы годы (1905, 1910, 1912, 1915) растения имели большой вес корня, высокую сахаристость и пониженное содержание азота и, за исключением 1905 г., калия. В неблагоприятные для роста свеклы годы при одном сочетании климатических факторов получались корни с небольшим весом, пониженной сахаристостью и повышенным содержанием азота и калия (1911 и 1921 гг.), при другом — с высокой сахаристостью и пониженным содержанием азота и калия (1925 г.).

По наблюдениям Штеглика (Stehlik, 1960), различия по отдель-

Таблица 190

Влияние климатических факторов вегетационных периодов 1904—1905 гг. на вес и химический состав корня сахарной свеклы (по Krüger, Wimmer, 1927)

Показатели	Среднее	Минимум	Максимум
Сырой вес корня, *г*	472,00	265,00	663,00
Содержание сахара в корне, *г*	87,00	51,00	125,00
Доброкачественность нормального сока	90,10	86,60	92,70
Содержание сухого вещества в мязге корня, %	24,40	21,70	27,50
Содержание в сухом веществе корня, %:			
Азота общего	0,85	0,67	1,07
P_2O_5	0,30	0,20	0,47
K_2O	0,87	0,65	1,37
Na_2O	0,15	0,09	0,31

ным годам в средней величине сахаристости сахарной свеклы в полевых опытах, на одном и том же опытном поле, за 20-летний период достигали 5%.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ВЫВЕДЕНИЯ САХАРИСТЫХ СОРТОВ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Создание типов свеклы с более высокой сахаронакопляющей способностью может идти разными путями. 1. Может быть использован отбор по весу корня из сахаристых сортов, поскольку сахаристые сорта при улучшении условий питания стойко сохраняют свою сахаристость. 2. Возможно создание новых сортов при скрещивании компонента с сильно развитыми зонами паренхимы и недостаточной сахаристостью (урожайный сорт), с другим компонентом, у которого зоны паренхимы содержат много сахара (сахаристый сорт). Первое поколение этих скрещиваний, несущее эффект гетерозиса, может быть использовано в фабричной генерации. Этот тип гибридизации пригоден как дополнение к уже существующему способу, при котором берут для скрещивания сорта, контрастные по происхождению и биологическим особенностям (Федоров, 1959). 3. Третья возможность заключается в создании сортов с высокой интенсивностью фотосинтеза и с коррелятивными соотношениями, измененными в сторону большего развития запасающих органов.

Существенным фактором в создании форм с более высокой сахаристостью является гибридизация. Гибриды иначе реагируют на изменение внешних условий среды, чем родительские формы. Внося глубокие изменения в структуру растения, гибридизация приводит к изменению соотношения сахаров в различных тканях свеклы. Наблюдаются случаи, когда по содержанию сахаров и других эле-

ментов (золы, белков) и по активности каталазы некоторые ткани гибрида походят на ткани одного из родителей, а другие — на ткани другого родителя. В условиях хорошего питания гибрид кормовой и сахарной свеклы приближается по сахаристости к сахарной свекле, а в худших условиях — к среднему арифметическому сахаристости обоих родителей.

Сочетание различных свойств отдельных форм свеклы приводит к тому, что сахаристость неодинаково проявляется у разных гибридов. При скрещивании сахарной свеклы с кормовыми и столовыми сортами сахаристость гибридов первого поколения приближается к средней сахаристости родителей. Мангольды при скрещивании с кормовыми и столовыми формами дают в первом поколении гибриды, отличающиеся более высокой сахаристостью, чем оба родителя. Показатели ряда других признаков (сухое вещество, активность каталазы, количество белка в головке) у этих гибридов также выше, и только по количеству золы они уступают родителям (табл. 191).

Таблица 191

Содержание сахарозы и резервных углеводов у Мангольда, красной столовой и гибрида между ними

Части корня	Содержание в % от сырого веса					
	сахарозы			резервных углеводов		
	Мангольд	столовая	гибрид F_1	Мангольд	столовая	гибрид F_1
Головки целиком	3,6	3,7	6,6	1,0	0,9	1,6
Периферия головки	3,6	3,5	6,1	1,2	1,1	1,4
Корень целиком	4,8	5,3	9,3	1,1	0,8	1,5
Пучки внутренних колец	5,8	5,5	10,7	1,1	0,9	1,6
Паренхима внутренних колец	6,5	5,6	11,7	1,0	0,8	1,4
Наружная часть корня	5,6	5,8	8,8	1,1	0,9	1,5

У гибридов природные свойства мангольдов проявляются в увеличении сахаристости и других биохимических свойствах. Эти исключительные особенности Мангольда придают ему особенную ценность как компонента при скрещиваниях.

Среди изученных гибридов сахарной свеклы как со столовыми, так и с кормовыми сортами получен ряд потомств, оказавшихся более интересными для технологии, чем современная сахарная свекла. Особенно ценно в этих гибридах пониженное содержание золы и растворимого азота. Благодаря гибридизации сахарной свеклы с кормовой, столовой и дикой свеклой открываются возможности изменения ее биохимических свойств, а в связи с этим и улучшения доброкачественности.

В результате длительного процесса воспитания на плодородных почвах и искусственного отбора по различным признакам из различных популяций закрепились формы свеклы, характеризующиеся комплексом показателей, удовлетворяющих целям отбора. Анато-

мия корней этих форм соответствует потенциальной способности к отложению сахара. Сопоставляя анатомию корней разных сортов, изучая специфические отличия анатомии исторически сложившихся типов свеклы, исследователи наметили признаки, благоприятствующие высокой сахаристости (признаки сахаристости): число колец и пучков, величина клеток паренхимы, развитие флоэмы и т. д.

У гибридов большинство установленных показателей изменяется. В новых организмах благоприятными могут быть другие сочетания. В связи с этим могут возникать и иные отношения к внешней среде и иные связи с хозяйственными признаками. При сопоставлении большого числа пар оказалось, что признаки сахарной свеклы, которые раньше считались индексами сахаристости, не всегда коррелируют с содержанием сахара и потому не могут служить признаками сахаристости (рис. 72, табл. 192). Однако у большинства сортов кормовой и некоторых сортов сахарной свеклы и потомств от их скрещиваний наблюдается сочетание анатомических элементов (меньшая величина клеток паренхимы, повышенное количество элементов проводящей системы и др.), благоприятствующих повышенной сахаристости.

Таблица 192

Сахаристость и некоторые анатомические признаки гибридов свеклы

Число колец сосудисто-волокнистых пучков	Число пучков в кольцах		Содержание сахара во 2-м и 3-м кольцах		Диаметр клеток паренхимы от 1-го до 3-го кольца, *мк*
	2-м	3-м	пучки	паренхима	
Эккендорф					
7	6	7	4,2	3,5	202—228
7	3	5	4,7	3,3	182
Гибриды F_2 (сахарная × Эккендорф)					
8	5	5	7,7	6,5	192—205
10	4	5	8,7	7,1	168—182
11	4	3	12,2	11,6	178—198
7	3	4	12,8	9,0	168—175
11	7	7	14,7	13,9	182—185
10	4	5	18,0	16,9	158—178
9	5	5	18,1	16,9	145—158
Гибриды F_2 (Кальник × Мангольд)					
12	4	—	10,9	11,9	110—122
11	4	—	11,4	12,5	149—165
10	5	—	13,4	14,8	125—129
11	5	—	15,4	16,0	128—143

Анализ различных гибридов F_2 и F_1R_1 (реципрокное скрещивание) позволил выявить новые типы в распределении сахарозы, интересные как в теоретическом, так и в практическом отношениях. У этих гибридов рядом расположенные участки пучков и паренхимы резко различаются по сахаристости, по направлению к перифе-



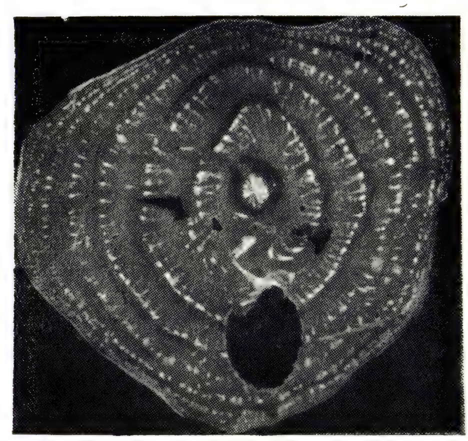




Рис. 72. Поперечные срезы корней с анатомическим строением типа кормовой свеклы (F_2 сахарная × Эккендорф):
верхний ряд — сахаристость 15—16 и 8—10%; внизу — сахаристость 3—4%

рии корня содержание сахарозы резко убывает. В практическом отношении наиболее интересны растения, полученные от скрещивания сахарной свеклы с гибридом Мангольд × полусахарная. В их потомстве были высокосахаристые корни, у которых начиная с самой внутренней зоны в паренхиме содержится больше сахарозы, чем в пучках (табл. 193).

Кроме половой гибридизации в лаборатории физиологии ВНИС изучали прививки, при которых обеспечивается глубокое влияние

Таблица 193

Распределение сахарозы в корнях гибридов

Ткани	Содержание сахарозы в % на сырой вес					
	сахарная× × Эккендорф		Мангольд × ×сахарная		Мангольд × × полусахарная×сахарная	
	5041	7768	5430	5413	5482	5487
1-е кольцо:						
пучки	19,8	4,0	17,6	15,4	17,8	20,5
паренхима	15,8	2,4	18,0	8,4	15,2	21,1
2-е кольцо:						
пучки	20,2	2,2	17,6	14,8	17,8	21,0
паренхима	15,6	1,2	18,0	9,4	16,6	22,0
3-е кольцо:						
пучки	21,0	2,2	17,6	16,4	18,8	21,2
паренхима	17,4	1,2	18,0	—	—	22,7
4-е кольцо:						
пучки	20,6	—	18,0	15,6	18,7	21,7
паренхима	18,6	—	18,4	—	—	—
5-е кольцо:						
пучки	21,2	—	18,0	14,4	—	—
паренхима	22,6	—	18,4	—	18,4	21,4
Периферия	20,2	—	18,0	13,8	16,4	19,0

подвоя на привой. Техника разработана А. Ф. Маринчик (1957) на основе метода И. В. Мичурина. Проростки свеклы прививали на взрослый корень в одну из сахаристых зон. Из полученных в этом случае растений интерес представляет прививка Мангольда на корень сахарной свеклы сорта М6. В первый год одни растения Мангольда по своему габитусу под влиянием подвоя изменялись в сторону сахарной свеклы, другие оставались сходными с Мангольдом. Однако и в последующем половом поколении произошли существенные изменения как в отношении морфологических признаков, так и в отношении продуктивности.

В первом поколении растения первого типа были более сходны с сахарной свеклой, чем с привоем — Мангольдом. Черешки у гибридов были не толстые белые, как у Мангольда, а более мелкие зеленые. Исчезли гофрированность листьев и ветвистость корней. Вес корня был больше, чем у обоих родителей, а сахаристость не ниже сахаристости корней сорта М6. Во втором семенном поколении продуктивность осталась та же, но сахаристость была несколько ниже, чем у сахарной свеклы. Дыхание у листьев Мангольда происходило слабее, чем у сахарной свеклы. Дыхание листьев Мангольда-привоя во время вегетации в год прививки усиливалось по сравнению с Мангольдом, но оставалось ниже, чем у сахарной свеклы. Листья семенного поколения по интенсивности дыхания приближались к листьям подвоя М6. Дыхание корней гибрида в конце вегетации

приближалось к дыханию корня сахарной свеклы, т. е. было в два с лишним раза ниже, чем дыхание корней Мангольда.

Полученные данные свидетельствуют об исключительной лабильности Мангольда. При подобной прививке он больше изменяется, чем при половой гибридизации, поскольку первое поколение при половом скрещивании всегда по габитусу похоже на Мангольд, а при прививке на сахарную свеклу, правда, в тех случаях, когда изменения наблюдаются в год прививки. По типу высадка (в год получения семян) привитой Мангольд приближается к сахарной свекле. Это объясняется тем, что влияние подвоя сказывается в течение двух лет, и тем, что растения Мангольда обладают рядом антикоррелятивных по сравнению с сахарной свеклой признаков. Так, интенсивность фотосинтеза у них выше, интенсивность дыхания листьев ниже, а корней — вдвое выше. Органических кислот — свидетелей прошедших интенсивных процессов обмена веществ в корне— больше. Замедленный рост корня Мангольда — результат этих интенсивных процессов распада веществ в корне. С этим связано и повышенное количество клетчатки, золы и белков.

Начиная с 1952 г. были сделаны прививки дикой *Beta corolliflora* на сахарную свеклу. Из этих растений путем свободного переопыления получена форма с длинным периодом покоя, при высеве под зиму (осенью) всходы получаются весной. Этот гибрид может быть исходным материалом для создания подзимней свеклы.

Путем скрещивания межвидового гибрида *B. corolliflora* с сахарной свеклой получена промежуточная желтолистная свекла с 27 хромосомами. В третьем поколении этот гибрид расщепляется на следующие формы: желтолистные (основная масса растений), типа сахарной и типа дикой свеклы. Корни этих форм многолетние, как у дикой свеклы. Полученная группа может быть исходным материалом для скрещивания с сахарной свеклой.

Из второго урожая семян куста первого поколения промежуточного межвидового гибрида получено второе поколение типа сахарной свеклы с резко удлиненной формой корня, уходящего глубоко в землю. Вес корня большой, а вес листьев составляет только 13% по отношению к весу корня.

Такой интенсивный прирост массы корней с незначительной массой листьев представляет интерес для выведения высокопродуктивной малооблиственной свеклы, т. е. свеклы, в которой обычные корреляции нарушены и внутренний ограничивающий фактор недостаточно быстрой утилизации ассимилятов устранен.

Особенно эффективна гибридизация между диплоидными и тетраплоидными потомствами. Гибриды голландской селекции (Кюна) и венгерской (бета 1 и бета 3) на родине являются рекордистами по сахаристости. В наших условиях они не проявляют этого качества. Тетраплоиды из сортов Р931, скрещенные с Р632 и Р931 с В038 (Институт селекции и генетики Сибирского отделения АН СССР и Институт ботаники АН УССР)), в триплоидной генерации увеличили сахаристость до 1% и урожаи корней до 20%.

Для тетраплоидов, по данным зарубежных авторов, характерно появление относительной крупноклетности, и некоторых гигрофитных свойств. Анализ роста свеклы сорта В038, выращенной в вегетационном опыте в лаборатории физиологии ВНИС (Т. В. Шверцель), показал, что у тетраплоидов и триплоидов увеличиваются не только размеры клеток паренхимы листьев и устьиц, но и диаметр клеток межкольцевой паренхимы корня, причем у тетраплоидов в большей степени. Величина этих элементов у триплоидов промышленной генерации имеет среднюю величину. Увеличение клеток межкольцевой паренхимы у тетраплоидов и триплоидов, совпадающее с повышением сахаристости, свидетельствует о нарушении корреляций, наблюдаемых в пределах обычных (диплоидных) сортов сахарной свеклы. В согласии с этим находится и тот факт, что при увеличении степени гигрофитности этих форм (о чем можно судить и по величине водного дефицита листьев) сахаристость и вес корня в соответствующих условиях повышаются. Это говорит о потенциальных свойствах полиплоидов в отношении дальнейшего повышения сахаропродуктивности.

Повышению сахаристости безусловно способствует внедрение в культуру односемянной свеклы.

Хотя утилитарные признаки — вес корня и его сахаристость — отражают результат всей жизнедеятельности растения, в том числе ассимиляционного аппарата, однако необходимо заботиться и о создании рационального ассимиляционного аппарата, обеспечивающего реализацию максимальной сахаропродуктивности. Именно поэтому ведущие селекционеры нашей страны серьезное внимание уделяют изучению ассимиляционного аппарата и достигли на этом пути выдающихся результатов (Мазлумов, 1950).

В связи с этими представлениями находятся работы лаборатории генетики ВНИС, обнаружившие, что каждый сорт свеклы состоит из скороспелых биотипов с недолговечными листьями, скороспелых с долговечными листьями, среднеспелых и позднеспелых (Зосимович, 1957). Скороспелая группа растений по сравнению с позднеспелыми мелкоклетными формами имеет более мезофитную структуру листового аппарата. Эта группа растений характеризуется уменьшением интенсивности сахаронакопления к концу вегетации по сравнению с другими группами. Браковка скороспелых форм с недолговечными листьями улучшает сортовые популяции. Для каждой зоны свеклосеяния в соответствии с климатическими особенностями может быть подобран наилучший состав биогрупп.

В другой группе работ разработаны эффективные методы создания нецветущих сортов с помощью яровизации, дополнительного освещения и гибридизации различных по стадийности материалов (Неговский, 1957).

В настоящее время следует считать установленным, что в формировании современной сахарной свеклы участвовала листовая свекла — Мангольд, которая несомненно выполняла роль одного из компонентов при естественной (стихийной) гибридизации. Нет

оснований думать, что Мангольд является единственно удачным компонентом при получении высокосахаристых гибридов. Поэтому представляется исключительно интересным на современном этапе селекции с ее новыми методами и техникой произвести новый синтез сахарной свеклы, использовав для этого наиболее эффективные формы мангольдов.

Используя генетическую неоднородность тканей и клеток растительных организмов, полученных из центральных и периферических почек, В. Ю. Базавлук (1962) показала возможность получения потомства с сахаристостью, повышенной на 0,4—1,0%. И. Г. Гаевская (1963) подтвердила эти возможности: сахаристость потомства от периферических глазков в ее опытах достигала 0,6%. Обрезка головок высадочных корней в опытах А. Л. Мазлумова (1950) сопровождалась повышением сахаристости на 0,3%. Все эти интересные данные заслуживают серьезного теоретического изучения.

К концу вегетации различия в сахаристости свеклы, исчисляемой в процентах на свежий вес корня, чаще всего обусловливаются разной степенью оводненности тканей. Обычно корни с более высоким содержанием сахара при таком исчислении содержат меньше воды, и наоборот. Реже различия в сахаристости корней связаны не только с разным содержанием воды в корне, но и с разным количеством сахара в сухом веществе (Максимович, Бахир, Оканенко, 1957). По-видимому, сахаристость корня обусловливается не только качеством сахаросинтезирующих и гидролизирующих систем, но и качеством той внутренней среды, в которой действуют эти системы. Дальнейшее выяснение физиологических и биохимических особенностей высокосахаристых корней сахарной свеклы обоих типов даст селекционерам более эффективные признаки для отбора на повышение сахаристости. В связи с этим необходимо активное творческое участие физиологов в работе по созданию новых сортов свеклы.

В процессе переработки свеклы на заводах теряется около 4% сахара; основные потери происходят за счет перехода сахара в патоку. Выведению сахарозы в патоку способствуют калий, натрий и в меньшей степени различные растворимые азотистые вещества и органические кислоты, образующиеся в растениях в процессе их жизнедеятельности. Некоторые исследователи полагают, что все вещества, которые размещаются между молекулами сахарозы и мешают ей кристаллизоваться, вредны в той или иной степени (Головин, 1961). В связи с этим, для создания высококачественных сортов можно использовать комплексный признак — доброкачественность очищенного нормального сока и содержание углекислой золы. По этому признаку можно примерно судить о выходе патоки и потерях сахара. Применение этого метода показало, что среди исходных сортов можно отобрать такие, в которых потери сахара на 1% (абсолютные проценты) меньше, чем у других. Однако ввиду того, что азотистые вещества жизненно необходимы для корней второго года, отбор по этим признакам не должен доходить до крайности (Вишневский, 1941).

Потенциальная способность накапливать много сахара реализуется у различных сортов не только в благоприятных условиях фотосинтеза, но и в соответствующих условиях корневого питания и водного режима, что в значительной степени зависит от особенностей почвы. Рядом агротехнических приемов (внесение органо-минеральных удобрений, использование сидератов и т. д.) можно создать условия для существенного повышения сахаристости и качества свеклы. У разных сортов сахаристость повышается неодинаково, поэтому при организации селекционной работы и оценке материалов необходимо проверять исходные сорта, создавая для них оптимальные условия.

ЛИТЕРАТУРА

Базавлук В. Ю. Вестн. АН СССР, 1962, I. Бережко С. Т. Анатомо-физиологическое изучение сахарной свеклы в целях совершенствования методов селекции. Автореф. канд. дисс. Киев, 1965. Бузанов И. Ф. Агробиологические свойства сахарной свеклы. Киев, 1960. Васько Н. Д. Научн. зап. по сах. пром., 1940, 1—2. Вишневский В. П. Сб. «Основные выводы н.-и. работ ВНИС за 1939 г.». М., Пищепромиздат, 1941. Гаевская И. Г. Сб. «Генетика—селекция хозяйству». М., Изд-во АН СССР, 1963. Головин П. В. Укр. хим. журн., 1961, **XXXVII**, 3. Гомоляко С. Е. ДАН СССР, 1954, **XCV**, 4. Зосимович В. П. Сб. «Селекция сахарной свеклы по повышению сахаристости». Изд. ВАСХНИЛ, 1957. Калинин Ф. Л. и др. Химия в сельском хозяйстве, 1964, 5. Мазлумов А. Л. Агробиология, 1950, I. Селекция сахарной свеклы М., Сельхозгиз, 1950а. Максимович А. Е., Бахир А. И., Оканенко А. С. Сб. «Вопр. физиол., биохим. и анат. сах. свеклы», **XXXV**. Киев, 1957. Маринчик А. Ф. Сб. «Вопр. физиол., биохим. и анат. сах. свеклы», **XXXV**. Киев, 1957. Мацков Ф. Ф. Тр. Укр. ин-та прикл. бот. **I**. Харьков, 1930. Неговский Н. А. Стадийное развитие и выведение нецветущих сортов сахарной свеклы. Автореф. докт. дисс., 1957. Ротмистров И. Тр. Укр. ин-та прикл. бот. Харьков, 1929. Толмачев И. М., Ильинский Б. И. Научн. зап. по сах. пром. ВНИС, 1934, **XI**. Федоров А. И. Вестн. с.-х. науки, 1959, 10. Филатова, Т. А., Табенцкий А. А. Научн. зап. по сах. пром. ВНИС, 1938, 1—2. Esau K., Currier H. B., Cheadle V. J. Ann. Rev. of Plant Physiol., 1957, **8**. Krüger W., Wimmer G. Mitteil Anhalt versuchsstat, **63**; Bernburg, 1927. Minkelsen D. S., Griffith R. B., Ririe D. Agron J., 1952, 10. Stehlik V. Vorträge anläßlich der 2 Tagung des Arbeitsausschusses für Zuckerrübenforschung der Sozialistischen Länder 22—24 September 1959 in Leipzig und Kleinwanzleben. Berlin, 1960.

СОДЕРЖАНИЕ

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА САХАРНОЙ СВЕКЛЫ 127

А. С. Оканенко

ОБРАЗОВАНИЕ, ПЕРЕДВИЖЕНИЕ И НАКОПЛЕНИЕ САХАРОВ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ 204

А. С. Оканенко

ВОДНЫЙ РЕЖИМ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ 276

Н. И. Орловский и А. С. Оканенко

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Том VII

Переплет художника *И. С. Клейнарда*
Редактор *И. В. Никитинская* Технический редактор *Г. И. Георгиева*
Корректоры *М. А. Гришаков, М. М. Петкевич, М. И. Эльмус*

Сдано в набор 28/XI 1966 г. Подписано к печати 29/XI 1967 г.
Л-42242 Формат $60 \times 90^1/_{16}$ Физ. печ. л. 26,75 Бумага типогр. № 1
Уч.-изд. л. 29,85 Изд. № 25 Заказ 334 Тираж 7000 экз. Цена 2 р. 08 к.

Издательство Московского университета
Москва, Ленинские горы, Административный корпус.
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы

2 р. 08 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА


ФИЗИОЛОГИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
РАСТЕНИЙ
7